



Naturalis

Repositorio Institucional

<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar>

Universidad Nacional de La Plata

Facultad de Ciencias Naturales y Museo



Estudios en la subtribu Oxylobinae R. M. King & H. Rob (Asteraceae, Eupatorieae) : Revisión sistemática, análisis cladístico y biogeográfico del género Kaunia R. M. King & H. Rob

Viera Barreto, Jessica Noelia

Doctor en Ciencias Naturales

Dirección: Sancho, Gisela

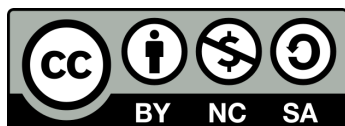
Co-dirección: Donato, Mariano

Facultad de Ciencias Naturales y Museo

2016

Acceso en:

<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar/id/20170407001501>



Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons
Atribución-NoComercial-CompartirIgual 4.0 Internacional



Naturalis

Repositorio Institucional
FCNyM - UNLP

Estudios en la subtribu Oxylobinae R. M. King & H. Rob (Asteraceae, Eupatorieae):

Revisión sistemática, análisis cladístico y biogeográfico del género *Kaunia* R. M. King & H. Rob.



Tesista: Jessica Noelia Viera Barreto

Directores: Dra. Gisela Sancho y Dr. Mariano Donato

Tesis presentada para optar al título de Doctor en Ciencias Naturales

Facultad de Ciencias Naturales y Museo.

Universidad Nacional de la Plata, Argentina.

2016

Estudios en la subtribu Oxylobinae R.M. King & H. Rob (Asteraceae, Eupatorieae): Revisión sistemática, análisis cladístico y biogeográfico del género *Kaunia* R. M. King & H. Rob.

Por Jessica Noelia Viera Barreto

RESUMEN

Se revisó la taxonomía del género *Kaunia*, se delimitaron las especies y se ampliaron las descripciones. Con la evidencia obtenida hasta el momento, 11 especies son reconocidas. Se comprobó bajo enfoques morfológicos y estadísticos la sinonimia de *K. arbuscularis* y *K. uber* con *K. longipetiolata*. Se realizó por primera vez un estudio morfo-anatómico de las partes vegetativas y reproductivas de las especies de *Kaunia*. La morfología de la mayoría de las estructuras de *Kaunia* se corresponde con la morfología general de la tribu Eupatorieae. Solo algunos caracteres particulares, como los tricomas glandulares en los estilos o el grueso anillo en la base del papus de algunas especies, son peculiares dentro de la tribu. Dentro de las estructuras estudiadas, la presencia de pelos glandulares del estilo resultó de valor diagnóstico para identificar especies de *Kaunia*. A diferencia de las florales, las estructuras vegetativas resultaron más informativas para la identificación de las especies. Seis especies fueron reconocidas como morfológicamente más similares entre sí que con el resto de las especies y fueron objeto de estudios estadísticos, moleculares y biogeográfico-ecológico con el fin de obtener evidencia para su delimitación.

Se realizó un análisis cladístico morfológico para evaluar las relaciones filogenéticas entre las especies de *Kaunia* y otros géneros de Oxylobinae. Se confirmó la relación cercana entre *Kaunia* y *Jaramilloa*. El género *Kaunia* resultó parafilético, con la especie *Jaramilloa hylibates* anidada dentro del mismo. La especie *K. pachanoi* resultó ser la especie basal del género. *Ageratina pentlandiana* resultó ser la especie hermana del grupo.

Se elaboró una hipótesis de la historia evolutiva de las áreas de distribución de las especies de *Kaunia*. Para ello se utilizó un método basado en eventos (DIVA). El área ancestral determinada para el grupo formado por *Kaunia* + *Jaramilloa* se encuentra conformada por

los Andes Centrales y los Andes del Norte. El primer evento vicariante que ocurre en el grupo es la divergencia de *K. pachanoi*, diferenciada en los Andes del Norte. Por otro lado, dentro de los Andes Centrales, se obtuvieron varios eventos de duplicación, que condujeron a la diversificación de *Kaunia* en dicha área. Un evento de dispersión hacia el Bosque Atlántico habría dado origen a la especie *K. rufescens*. En las especies más derivadas del grupo, se evidenció una posterior dispersión a los Andes del Norte.

Además, se exploró el valor de los Modelos de Distribución de Especies y la comparación de espacios climáticos en especies cercanas morfológicamente como fuente de información acerca de la diversificación de *Kaunia* en las selvas subtropicales montañas Andinas.

Teniendo en cuenta la nueva información ambiental, histórico-biogeográfica, morfológica y molecular obtenida en esta tesis, un posible escenario para explicar la presencia de las especies de *Kaunia* en los bosques montanos Andinos podría involucrar un proceso de especiación reciente de los ancestros de *Kaunia* en el contexto de cambios climáticos durante el Plioceno-Cuaternario y el final de la orogenia Andina.

Se estableció la prioridad de conservación de las especies de *Kaunia*, con énfasis en las especies argentinas. En base a la evidencia obtenida de forma directa e indirecta sobre el estado general de las poblaciones de las mismas se asigna, en forma preliminar, la categoría “Menor preocupación” (LC) a *Kaunia lasiophthalma* y *Kaunia saltensis*.

RESUMEN EN INGLÉS (ABSTRACT)

The taxonomy of *Kaunia* was revised, the species were circumscribed and detailed descriptions of each species are provided. Until molecular evidence confirms this genus as paraphyletic and with the current evidence, 11 species of *Kaunia* are recognized. After morphological and statistical studies, the synonymy of *K. arbuscularis* and *K. uber* with *K. longipetiolata* was confirmed. An exhaustive morpho-anatomical analysis of vegetative and reproductive structures of *Kaunia* was carried out in this work for the first time. The general morphology of *Kaunia* is the usual in Eupatorieae although some structures as stylar glands and thick basal ring of cells at the base of pappus of some species are uncommon in the tribe. Indeed, the presence of stylar glands was diagnostic to the species.

Otherwise than floral structures, vegetative structures resulted more informative for the identification of the species of *Kaunia*. Six species were recognized as morphologically more similar than the other species, thus, statistical, molecular and biogeographic ecological studies were carried out done with the aim to find additional evidence for their identification.

A cladistics analysis was carried out to assess the phylogenetic relationships of the species of *Kaunia* and other genera of Oxylobiinae. *Kaunia* and *Jaramilloa* were confirmed as closely related genera. *Kaunia* resulted paraphyletic. *Jaramilloa hylibates* was recovered nested within *Kaunia*. *Kaunia pachanoi* is the basal species of the genus. *Ageratina pentlandiana* is sister to *Kaunia*.

On the base of historical biogeographic studies, a scenario about the evolution of the distributional patterns of *Kaunia* was proposed using DIVA as *Event-based method*. The ancestral area for *Kaunia* + *Jaramilloa* group was Central Andes and Northern Andes. The first vicariant event allowed the evolution of *Kaunia pachanoi* in the Northern Andes. Several duplication events in the Central Andes led to diversification of *Kaunia* in those mountains. After a dispersion event, *K. rufescens* could evolve in the Atlantic forest. The most derived species of *Kaunia* would have dispersed lately to the Northern Andes. In addition, the value of modeling species distribution and species climatic space comparison was explored in morphologically similar species with the aim to provide information about diversification of *Kaunia* in the Andean subtropical montane forests. By integrating morphological, molecular and ecological and historical biogeographic evidence obtained in this thesis, a potential scenario of a recent diversification of *Kaunia*, involving Pliocene-Quaternary climatic changes and the final uplift of the Andes, could explain the presence of the species of this genus in the Andean montane forest. The conservation status of the species of *Kaunia*, especially focused on the Argentine species, was established. On the base of the direct or indirect evidence of the general status of the population of the studied species, a preliminary status as “Low Concern” (LC) is assigned to *Kaunia lasiophthalma* and *Kaunia saltensis*.

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar quiero agradecer a mi gran y hermosa familia: a mi amor, mi compañero Tincho, mis papás Marita y Miguel, mis hermanos Jona, Jacque, Joaqui y Juli, mis suegros Lucía y Dani, mis cuñadas Vir y Eva, mis sobrinos Bau, Cata, Vera y Lilita, mis hijitas perrunas, More y Runa, a toda mi familia en Uruguay, tíos y primos y a mi abuela Elsa. Sin su amor, sostén, ánimo y sin su presencia llenando de felicidad mi vida no sería quien soy ni hubiera logrado nada de nada, los amo.

En segundo lugar quiero agradecer a mi directora Gisela Sancho, por toda su dedicación, su esfuerzo, su tiempo invertido en mí y en mi tesis, por su cariño y su contención, por las horas y horas de trabajo, por la vida compartida en estos últimos años, gracias, no hubiera podido llegar a realizar esta tesis sin su empuje. Quiero agradecerle aquí también a mi director Mariano Donato, por siempre estar, por sus reuniones para leer trabajos, por sus ideas novedosas, por su apoyo y contención, gracias y espero que sigamos trabajando por mucho más.

Les agradezco a mis compañeros/amigos del Herbario LP, Lau, Mari, Mai, Marisa, Noe, Carlos y Die. Gracias totales por todo, por la banca, los almuerzos, por compartir nuestras locuras, nuestros problemas, nuestras tristezas y nuestras alegrías; como les digo somos como una familia de locos, pero familia al fin. Gracias también a las chicas que pasaron y aún están en el herbario, Mica, Pili, Dani, Romi, por dejarme aprender con ustedes y por bancarme el último tiempo de tesis. Gracias a Jorge Crisci y Liliana Katinas por permitirme tener un lugarcito en Herbario LP, con la importancia que sabemos que eso tiene.

Quiero agradecerles a mis amigas/os, Adol, Jime, Pe, Agus, Lau, Eli, Jesi, Mato, Lu, Naza; que directa o indirectamente siempre están haciendo mi vida más feliz, levantándose en momentos de cansancio y siendo felices con mis alegrías, gracias.

Gracias a Patricio Pliscoff por toda su ayuda en los análisis de modelado de nicho y a Gabriela Farco por su colaboración en el estudio de contenido de ADN. Gracias a Patricia Sarmiento por ayudarme con las fotografías de MEB. Gracias a Ana Romero su ayuda en la parte gráfica.

Las láminas de las especies de *Kaunia* fueron realizadas por la Lic. Samanta Faiad (*K. camataquiensis*, *K. pachanoi*, *K. longipetiolata* y *K. rufescens*), Lic. Alejandra Migoya (*K. eucosmoides*, *K. endita* y *K. gynoxymorpha*) y Lic. Julieta Ponte (*K. saltensis* y *K. lasiophthalma*). Les agradezco a las tres por su trabajo, dedicación y paciencia.

También quiero agradecerles a todas las personas lindas que conocí gracias a los viajes de colecta: a Iralys Ventosa y Peter Feinsinger, gracias por su calidez y toda su ayuda durante y luego del viaje a Salta y a Elizabeth Melgarejo y a su papá Elías, gracias por mostrarnos y ayudarnos a recorrer su hermosa Bolivia.

Muchas gracias a los tres jurados que revisaron ésta tesis, por su paciencia en leerla a conciencia y por todos los comentarios que me ayudaron a mejorarla en muchos aspectos, desde la edición hasta el contenido, los gráficos, la disposición de la información, etc.

Por último quiero agradecer a este país por permitirme acceder a la Educación Pública Argentina, y por las políticas en Ciencia y Tecnología de los últimos años que me permitieron comer y seguirme formando a la vez. Gracias al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) por mi beca doctoral y a la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica por los subsidios que me permitieron realizar viajes de colecta, análisis moleculares y acceder al equipamiento del lugar de trabajo sin el cual esta tesis no se podría haber realizado.

GRACIAS TOTALES !!!

Índice de Contenidos

I- INTRODUCCIÓN.....	9
II. HISTORIA TAXONÓMICA Y RELACIONES GENÉRICAS	13
1. Historia taxonómica	13
2. Relaciones genéricas	15
3. Relaciones entre Oxylobinae y las subtribus basales de Eupatorieae	15
III. ASPECTOS MORFOLÓGICOS Y ANATÓMICOS.....	18
1. Materiales y métodos	18
a. Hábito y tallo	21
b. Hoja	22
b.1. Filotaxis.....	22
b.2. Pecíolo.....	23
b.3. Lámina.....	24
b.4. Venación.....	25
b.5. Pubescencia.....	25
b.6. Anatomía.....	27
c. Capitulescencia	3030
d. Capítulo	322
e. Involucro.....	333
e.1. Filarios.....	34
f. Receptáculo.....	355
g. Flores	377
g.1. Corola.....	37
g.2. Estambres.....	40
g.3. Estilo.....	40
g.3.1. Tricomas glandulares del estilo.....	43

h. Cipselas.....	59
i. Papus	62
j. Polen.....	633
3. Conclusiones generales	644
IV. ANÁLISIS ESTADÍSTICO DE ESPECIES MORFOLÓGICAMENTE SIMILARES.....	655
1. Introducción	655
2. Materiales y Métodos	677
3. Resultados	700
4. Discusión	766
V. ANÁLISIS MOLECULAR DE ESPECIES MORFOLÓGICAMENTE SIMILARES	79
1. Introducción	7979
2. Materiales y métodos	79
3. Resultados y Conclusiones	81
VI. NÚMERO CROMOSÓMICO Y CONTENIDO DE ADN.....	823
1. Número cromosómico.....	833
2. Contenido de ADN.....	844
a. Introducción	844
b. Materiales y Métodos	844
c. Resultados y Discusión	855
VII. COMPUESTOS QUÍMICOS	877
VIII. DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA Y HÁBITAT	900
IX. ANÁLISIS CLADÍSTICO	922
2. Materiales y métodos	933
3. Resultados	1011
4. Discusión	1044
X. ANÁLISIS BIOGEOGRÁFICO.....	1111

1. Biogeografía Ecológica	1111
a. Introducción	1111
b. Materiales y métodos	1133
c. Resultados	1155
d. Discusión	11919
2. Biogeografía Histórica	1233
a. Introducción	1233
b. Materiales y métodos	1244
c. Resultados	1277
d. Discusión	12828
3. Conclusiones generales de la biogeografía del grupo.....	1333
XI. TRATAMIENTO TAXONÓMICO	1355
1. Descripción de <i>Kaunia</i>	1366
2. Clave de las especies	13838
3. Descripción de las especies de <i>Kaunia</i>	13939
XII- ESTABLECIMIENTO DE PRIORIDADES DE CONSERVACIÓN	2000
1. Introducción	2000
2. Materiales y métodos	2011
3. Resultados y Discusión	2033
XIII. CONCLUSIONES	20909
XIV. BIBLIOGRAFÍA.....	2133
XV. APÉNDICES	2333
1. Material examinado para el análisis estadístico de especies morfológicamente similares .	2333
2. Material examinado para el análisis cladístico.....	2344
3. Índice de colectores	2377
4. Índice de nombres científicos	2411

I- INTRODUCCIÓN

El género *Kaunia* fue descrito por King y Robinson (1980b) para incluir originalmente 14 especies que hasta ese momento pertenecían al género *Eupatorium* L. distribuidas principalmente en Bolivia (9 especies), de las cuales dos también viven en Argentina y una en Brasil, Perú (3 especies) y Ecuador (2 especies) (King y Robinson, 1987). Las especies de *Kaunia* son arbustos o pequeños árboles, con corolas usualmente blancas o violetas, infundibuliformes, con los lóbulos lisos, no papilosos en su cara interna, estilo uniforme, no ensanchado en la base y número cromosómico $n=20-26$ (Robinson et al., 1987). Hasta el momento, no existe un estudio global de *Kaunia* que incluya a todas las especies de este género, ni tampoco descripciones detalladas, ilustraciones, ni claves que consideren a todas sus especies. Las variaciones morfológicas presentes en las especies de *Kaunia* plantean un interrogante acerca del valor de los mismos en la delimitación del género. Por lo tanto, se requiere un profundo estudio morfológico para evaluar las discontinuidades encontradas en *Kaunia*.

Kaunia pertenece a la subtribu Oxylobinae (tribu Eupatorieae) que incluye diez géneros (King y Robinson, 1987) distribuidos desde el sur de Norteamérica hasta Sudamérica y concentrados, principalmente, en las tierras altas de México y los Andes. La subtribu Oxylobinae ha sido definida por una combinación de caracteres tal que ha llevado a creer que el grupo de géneros de Oxylobinae es uno de los más aislados en la tribu Eupatorieae (King y Robinson, 1987). Estudios filogenéticos basados en datos morfológicos y moleculares muestran a la subtribu Oxylobinae como relativamente basal dentro de la tribu (Bremer, 1994; Ito et al., 2000; Robinson et al., 2009). Sin embargo, estos análisis filogenéticos han incluido sólo a pocos miembros (uno o dos) de Oxylobinae. El análisis cladístico de *Kaunia* propuesto en el presente estudio, que incluirá a la mayoría de los géneros de la subtribu Oxylobinae, permitirá confirmar la monofilia de *Kaunia* y dilucidar el valor evolutivo de sus caracteres morfológicos dentro de la subtribu.

Desde el punto de vista biogeográfico, las especies de *Kaunia* son de distribución principalmente Andina desde Ecuador al Noroeste de Argentina con una especie

extendiéndose a Brasil y Paraguay. *Kaunia* habita distintos ambientes de las selvas montanas subtropicales, especialmente en la franja arbustiva y usualmente como elementos en las selvas secundarias (Lieberman Cruz y Pedrotti, 2006). Así como para la tribu (Funk et al., 1995), *Kaunia* presenta su mayor diversidad de especies en Bolivia, disminuyendo hacia el norte y hacia el sur en cuanto a número de especies (Blundo et al., 2012). La biogeografía de *Kaunia* se estudiará desde dos enfoques: desde la biogeografía ecológica y desde la biogeografía histórica. Como ha sido determinado por Kozak y Wiens (2010), la ocurrencia de especies hermanas incipientes en distintos ambientes climáticos es una causa potencial de aislamiento reproductivo entre ellas y podría ser un factor importante promoviendo la especiación parapátrica y alopátrica. Por lo tanto, las diferencias potenciales en los nichos climáticos podrían ayudar a explicar la diversificación de *Kaunia* en las selvas subtropicales montanas Andinas. Por otro lado, el conocimiento biogeográfico, al incluir la ubicación de los componentes de la biodiversidad, permite identificar áreas únicas en su composición biótica (Crisci et al., 2000). En ese sentido, la biogeografía histórica aporta información para la conservación de los taxa y potencialmente para la determinación de áreas prioritarias de conservación (Crisci et al., 2000, 2003). Bajo este marco, los estudios de biogeografía histórica llevados a cabo en *Kaunia* y géneros afines de Oxylobinae contribuirán a dilucidar la historia evolutiva de las áreas de Sudamérica y aportarán al conocimiento de las migraciones de biotas norte-sur, oeste-este ocurridas en América. Por otro lado, contribuirán al objetivo de estimar directamente o revalorar las áreas para la conservación de especies del género *Kaunia*.

Desde el punto de vista de la conservación, la mayoría de las especies de este género son endémicas y de distribución altamente restringida. En la presente tesis se pretende determinar el grado de peligro de extinción de las especies argentinas de *Kaunia* con el fin de contribuir al establecimiento de nuevas áreas prioritarias para su conservación, mediante la aplicación de la metodología propuesta por la UICN.

Los objetivos específicos de la presente investigación son:

1) Estudio taxonómico: revisar la taxonomía del género *Kaunia* R. M. King y H. Rob., delimitar las especies, ampliar las descripciones y profundizar en el conocimiento de los aspectos morfológicos y anatómicos.

- 2) Análisis cladístico: confirmar la monofilia del género *Kaunia*, establecer las relaciones cladísticas entre sus especies, por un lado, y las relaciones filogenéticas con los géneros cercanos de la subtribu Oxylobinae, por otro.
- 3) Análisis biogeográfico: elaborar una hipótesis de la historia evolutiva de las áreas de distribución de las especies de *Kaunia*. Explorar el valor de los Modelos de Distribución de Especies y comparación de espacios climáticos en especies cercanas como fuente de información acerca de la diversificación de *Kaunia* en las selvas subtropicales montanas Andinas.
- 4) Prioridades de conservación: establecer el estado de conservación de las especies de *Kaunia*, con énfasis en las especies argentinas.

Las hipótesis de las cuales se parte son que *Kaunia* es un género monofilético y que las discontinuidades morfológicas y ecológicas entre las especies de *Kaunia* justifican la circunscripción de este género en 14 especies. Se espera que los estudios de biogeografía ecológica e histórica en un marco filogenético, analizados junto con datos morfológicos y moleculares provean información para elucidar la evolución de *Kaunia* en los Andes de Sudamérica.

Organización general de la tesis. La información obtenida durante el transcurso de esta tesis se organizó en este documento de la siguiente forma: primero se describió la historia taxonómica del grupo, así como las relaciones intergéricas y con otras subtribus de Eupatorieae. Luego se detalló el análisis morfológico y anatómico de las especies de *Kaunia*, organizado por estructura estudiada. En base a los resultados obtenidos del análisis morfológico, se realizó un análisis estadístico de seis especies que se encontraron morfológicamente muy similares con el fin de encontrar nueva evidencia de discontinuidades entre las especies. Para aquellas especies morfológicamente similares que además se superponen en su rango de distribución o ambiente se realizó un análisis molecular, se estableció la divergencia genética entre sus secuencias y los resultados fueron luego utilizados para la interpretación de la historia evolutiva y biogeográfica del género. A continuación se brindó información sobre número cromosómico, contenido de ADN y compuestos químicos característicos de *Kaunia*. Posteriormente se brindó información general de la distribución geográfica y hábitats de las especies de *Kaunia*. A continuación

se describió el análisis filogenético de las especies de *Kaunia* y géneros de Oxylobinae. Posteriormente, se describió el análisis biogeográfico que abarcó dos enfoques, el ecológico y el histórico. El ecológico, comprendió un análisis de modelado de nicho y espacios climáticos de las seis especies que se encontraron muy similares entre sí durante el estudio morfológico. El histórico, se llevó a cabo sobre la base del análisis filogenético previo de todas las especies de *Kaunia* y representantes de la subtribu Oxylobinae con el fin de identificar áreas ancestrales. A continuación se brindaron las conclusiones que proporcionaron en conjunto los estudios biogeográficos ecológico e histórico, que, analizados junto con los resultados del análisis morfológico, estadístico y molecular permitieron plantear escenarios acerca de la evolución y diversificación de *Kaunia* en los Andes de América del Sur. Posteriormente, se describió la taxonomía de *Kaunia* que se basó en los resultados de todas las temáticas mencionadas anteriormente para la determinación y establecimiento de los límites de las especies de *Kaunia*. En la sección final se muestra el análisis del estado de conservación de las especies argentinas de *Kaunia* utilizando como base la metodología propuesta por la UICN. Por último, se plantean las conclusiones generales para el grupo, con todos los resultados obtenidos por medio de las diferentes metodologías empleadas en esta tesis, para elaborar un concepto global del género *Kaunia*.

II. HISTORIA TAXONÓMICA Y RELACIONES GENÉRICAS

1. Historia taxonómica

Kaunia es un género relativamente reciente (1980), aunque la historia taxonómica de sus especies se remonta a principios del siglo XX.

Kaunia fue descrito por R. King y H. Robinson (1980b) para incluir originalmente 14 especies que hasta ese momento pertenecían al género *Eupatorium* L., distribuidas principalmente en Argentina, Bolivia, Brasil, Ecuador y Perú (King y Robinson, 1987). La especie tipo designada fue *Eupatorium eucosmoides* B. L. Rob., descrita en el año 1928.

Las especies de *Kaunia* fueron originalmente descritas por distintos autores: *K. arbuscularis* (originalmente *Eupatorium longipetiolatum* var. *arbusculare* B. L. Rob., 1920), *K. camataquiensis* (Hieron.) R. M. King y H. Rob. (originalmente *Eupatorium camataquiense* Hieron., 1908), *K. endyta* (B. L. Rob.) R. M. King y H. Rob. (originalmente *E. endytum* B. L. Rob., 1919), *K. eucosmoides* (B. L. Rob.) R. M. King y H. Rob. (originalmente *E. eucosmoides* B. L. Rob. 1925), *K. grossidentata* (Hieron.) R. M. King y H. Rob. (originalmente *Eupatorium grossidentatum* Hieron., 1908), *K. gynoxymorpha* (Rusby ex B. L. Rob.) R. M. King y H. Rob. (originalmente *E. gynoxymorphum* Rusby ex B. L. Rob., 1907), *K. hosanensis* (B. L. Rob.) R. M. King y H. Rob. (originalmente *E. hosanensis* B. L. Rob., 1932), *K. ignorata* (Hieron.) R. M. King y H. Rob. (originalmente *E. ignoratum* Hieron., 1908), *K. lasiophthalma* (Griseb.) R. M. King y H. Rob. (originalmente *E. lasiophthalmum* Griseb., 1874), *K. longipetiolata* (Sch. Bip. ex Rusby) R. M. King y H. Rob. (originalmente *E. longipetiolatum* Sch. Bip. ex Rusby, 1893), *K. pachanoi* (B. L. Rob.) R. M. King y H. Rob. (originalmente *E. pachanoi* B.L. Rob., 1920), *K. rufescens* (P. W. Lund ex DC.) R. M. King y H. Rob. (originalmente *E. rufescens* P. W. Lund ex DC., 1836) y *K. saltensis* (Hieron.) R. M. King y H. Rob. (originalmente *Eupatorium saltense* Hieron., 1897) y *K. uber* (B. L. Rob.) R. M. King y H. Rob. (originalmente *Eupatorium uber* B. L. Rob., 1919) (Tabla 1).

King y H. Robinson (1980b) incluyeron al nuevo género *Kaunia* en la subtribu Oxylobinae (Eupatorieae), junto con otros géneros de distribución principalmente en Norteamérica y algunos pocos en Sudamérica.

Descripción original	Especie	Inclusión <i>Kaunia</i>	Sinonimia
1836	<i>K. rufescens</i> (como <i>E. rufescens</i>)	1980	
1874	<i>K. lasiophthalma</i> (como <i>E. lasiophthalmum</i>)	1980	
1893	<i>K. longipetiolata</i> (como <i>E. longipetiolatum</i>)	1980	
1897	<i>K. saltensis</i> (como <i>E. saltense</i>)	1980	
1907	<i>K. gynoxymorpha</i> (como <i>E. gynoxymorphum</i>)	1980	
1908	<i>K. ignorata</i> (como <i>E. ignoratum</i>)	1980	
1908	<i>K. camataquiensis</i> (como <i>E. camataquiense</i>)	1980	
1908	<i>K. grossidentata</i> (como <i>E. grossidentatum</i>)	1980	2010 (= <i>K. camataquiensis</i>)
1919	<i>K. endyta</i> (como <i>E. endytum</i>)	1980	
1919	<i>K. uber</i> (como <i>E. uber</i>)	1980	2008 (= <i>K. longipetiolata</i>)
1920	<i>K. arbuscularis</i> (como <i>E. longipetiolatum</i> <i>var. arbusculare</i>)	1980	2008 (= <i>K. longipetiolata</i>)
1920	<i>K. pachanoi</i> (como <i>E. pachanoi</i>)	1980	
1925	<i>K. eucosmoides</i> (como <i>E. eucosmoides</i>)	1980	
1932	<i>K. hosanensis</i> (como <i>E. hosanensis</i>)	1980	

Tabla 1. Fechas más importantes en la historia taxonómica del género *Kaunia* descrito en 1980 (King y Robinson).

Posteriormente a la descripción de *Kaunia*, algunas de sus especies fueron sinonimizadas. Tal es el caso de *K. grossidentata* y *K. camataquiensis*, que originalmente fueron descritas en el mismo trabajo por Hieronymus (1908). Si bien, en el traspaso de estas dos especies al nuevo género *Kaunia* (por King y Robinson, 1980b) se mantuvieron como entidades separadas, a posteriori, la sinonimia fue planteada por Jørgensen et al. (2010), probablemente por la existencia de estados morfológicos intermedios. En el caso de *K. uber*, *K. arbuscularis* y *K. longipetiolata*, la sinonimia fue realizada por Robinson y Holmes (2008), quienes aclararon que, si bien los materiales pertenecientes al norte de la distribución presentan mayor número de flores por capítulo, corolas consistentemente más blanquecinas y filarios más largos, no se puede establecer un hiato para diferenciar las tres especies. Sin embargo, debido a que diferentes tratamientos florísticos no son consistentes respecto a las sinonimias indicadas arriba y producen confusión acerca de los límites de las

especies (ej., Killeen et al., 2003; Robinson y Holmes, 2008; Jørgensen et al., 2010), en este trabajo de tesis se consideran "a priori" las 14 especies originales del género *Kaunia* hasta que se resuelva su circunscripción.

2. Relaciones genéricas

El género *Kaunia* fue identificado desde su creación por King y Robinson en base a dos caracteres, los lóbulos de la corola lisos (no papilosos) en su cara interna y el estilo uniforme, no ensanchado en la base (King y Robinson, 1987). Sin embargo, ninguna de las dos características diferenciales antes mencionadas es única de *Kaunia*: el estilo uniforme, no ensanchado en la base, se puede encontrar en *Ageratina* subgen. *Apoda* R. M. King y H. Rob. y *Jaramilloa* R. M. King y H. Rob. de América del Sur, en *Pachytamnus* R. M. King y H. Rob. y *Standleyanthus* R. M. King y H. Rob. de México y América Central, y en *Spaniopappus* B. L. Rob. de Cuba. Del mismo modo, la superficie interna de los lóbulos de la corola lisos, sin papilas, se encuentra en *Jaramilloa* y *Piptothrix* A. Gray. Como se puede observar, el único miembro en la subtribu Oxylobinae que muestra ambos caracteres es el género *Jaramilloa*, que incluye dos especies. Este género que se encuentra restringido al norte de Colombia presenta una característica pubescencia granular (King y Robinson, 1987) en hojas y tallos, así como corolas campanuladas, caracteres que lo diferencian de *Kaunia*. Según King y Robinson (1987), *Kaunia* y *Jaramilloa* serían parte de una divergencia temprana restringida a Sudamérica en esta subtribu, aunque no está resuelto si la ausencia de parte de los caracteres diagnóstico de la subtribu responde a una condición derivada o primitiva (King y Robinson, 1987).

3. Relaciones entre Oxylobinae y las subtribus basales de Eupatorieae

La subtribu Oxylobinae se distingue de otras subtribus de Eupatorieae por presentar involucros usualmente eximbricados, paredes de las células de los collares antrales no ornamentadas, las bases de los estilos ensanchadas, superficies internas de lóbulos de la corola papilosas, las células del carpopodio comparativamente grandes y de paredes angostas y su alto número cromosómico básico. Dicha combinación de caracteres ha

llevado a creer a algunos autores (King y Robinson, 1987) que el grupo se encuentra bastante aislado dentro de las Eupatorieae. Por otro lado, *Kaunia* y algunos otros miembros de la subtribu Oxylobinae (ej., *Jaramilloa*) comparten ciertos caracteres (superficie interna de los lóbulos de la corola lisa, sin papilas en la cara interior y estilos uniformes, no ensanchados en la base) con géneros de la subtribu Critoniinae. Estos caracteres compartidos con la subtribu Critoniinae podrían ser considerados plesiomórficos o bien representar reversiones de caracteres presentes, por ejemplo, en otras Oxylobinae como *Ageratina* Spach. (King y Robinson, 1980; King y Robinson, 1987), aunque hasta el momento no se ha realizado un estudio filogenético exhaustivo que brinde marco para elucidar estas cuestiones evolutivas. La subtribu Oxylobinae se caracteriza principalmente por su género más numeroso, *Ageratina*, con aproximadamente 200 especies.

De acuerdo a Bremer (1994), Schilling et al. (1999) y Robinson et al. (2009) las Oxylobinae son basales dentro de las Eupatorieae. La posición de Oxylobinae respondería primariamente a la presencia de paredes de las células de los collares anterales no ornamentadas y los altos números cromosómicos según King y Robinson (1987). Estas características y el involucreo eximbricado ubica a la subtribu cerca de Mikaniinae, pero la subtribu Oxylobinae no presenta ninguna de las especializaciones de la última y la asociación parece no tener significado en un contexto filogenético (King y Robinson, 1987). Las Neomirandeinae podrían considerarse la subtribu más estrechamente relacionada a Oxylobinae, debido a la presencia de largos collares anterales y capítulos con muchas flores (King y Robinson, 1987). Sin embargo, presenta otros caracteres distintivos como brácteas del involucreo subimbricadas y otros caracteres de corola y carpópodios comunes en Critoniinae que son totalmente distintos al patrón básico de Oxylobinae. Oxylobinae podría ser cercana a Hofmeisteriinae y Oaxacaniinae, aunque la última difiere entre otras cosas en sus involucros de brácteas subimbricadas y sus capítulos solitarios (King y Robinson, 1987).

De acuerdo a King y Robinson (1987), Oxylobinae parecería ser un grupo natural. Sus géneros, sin embargo, han sido ubicados de forma muy errática. *Ageratina*, *Pachytamnus*, *Standleyanthus*, la mayoría de las especies de *Spanioppapus* y una especie de *Pipthotrix* han sido ubicados en el concepto amplio tradicional de *Eupatorium*. Dos especies de *Jaliscoa* han sido previamente tratadas en *Piptothrix*. *Oxylobus* y la especie tipo

de *Spaniopappus* han sido mantenidos como géneros separados en base a su papus reducido de cerdas cortas (King y Robinson, 1987). *Oxylobus* fue usualmente asociado con *Ageratum* (King y Robinson, 1987). Por otro lado, de acuerdo al análisis filogenético morfológico de Bremer (1994), la subtribu Oxylobinae sería parafilética, aunque esta condición fue débilmente soportada y sólo fueron incluidos *Ageratina* y *Oxylobus* como representantes de la subtribu.

Los estudios moleculares realizados hasta el momento en Eupatorieae (ej., Schilling et al., 1999; Ito et al., 2000; Rivera et al., 2015) no han incluido un muestreo confiable y amplio que permita esclarecer las relaciones filogenéticas de la subtribu Oxylobinae con otras subtribus.

La subtribu Oxylobinae despliega una distribución principalmente en el oeste de Norte y Sudamérica, concentrada en las tierras altas de México y los Andes. Solo una especie de *Ageratina* y *Kaunia* alcanzan el este en el sur de Brasil, y unas pocas especies de *Ageratina* aparecen en el este de EEUU y en las Indias del Oeste. *Spaniopappus* es el único género estrictamente del este en la subtribu, siendo endémico del este de Cuba. Los patrones de distribución de la subtribu son contrastantes con aquellos de las otras subtribus como Eupatoriinae, Disynaphiinae y Gyptidinae, las cuales están concentradas en el lado este de Norte y Sudamérica (King y Robinson, 1987).

III. ASPECTOS MORFOLÓGICOS Y ANATÓMICOS

Los estudios morfológicos de muestras vegetales, aportan conocimientos que permiten identificar caracteres importantes de las especies, a fin de ser utilizados en otros enfoques como el taxonómico, el fisiológico, filogenético, etc. En este capítulo de la tesis, se realizó por primera vez un estudio morfo-anatómico de las partes vegetativas y reproductivas de las especies de *Kaunia*.

1. Materiales y métodos

Para llevar a cabo los estudios morfológicos y anatómicos se analizaron especímenes de los siguientes herbarios (acrónimos según Thiers, 2015): CORD, CTES, F, GH, LP, LPB, MO, NY y SI. Además, en el marco de esta tesis se realizaron viajes de campo al Noroeste de Argentina (Provincias de Salta, Tucumán y Jujuy) y al centro de Bolivia (Departamentos de Santa Cruz de la Sierra y Cochabamba), por lo que se pudo estudiar material fresco y observar el hábito y hábitat de las siguientes especies: *K. camataquiensis*, *K. lasiophthalma*, *K. longipetiolata*, *K. saltensis* y *K. rufescens*.

Las estructuras macroscópicas fueron observadas y medidas con regla a ojo desnudo y cuando se necesitó más detalle, por ejemplo para observar pubescencia, nerviación terciaria, detalles de flores, aquenios, etc., se utilizó una lupa binocular NIKON SMZ1000. Se realizaron dibujos de las estructuras con la cámara clara de la lupa binocular y se tomaron fotografías con la cámara digital Nikon TV Lens 0.55 x DS incorporada en la lupa.

La terminología general siguió a Small (1919). La terminología empleada en la descripción de los tricomas fue la utilizada según Ramayya (1962). La descripción del margen de las hojas y cipselas se realizó siguiendo la terminología de Metcalfe y Chalk (1979) y Harris y Harris (1994).

Observaciones en el microscopio óptico. Para observar las estructuras microscópicas, así como para los estudios anatómicos, se recuperó el material re-hidratándolo mediante hervor en microondas o en otros casos, mediante baño de inmersión por tres a cinco días a 25°-30°. Luego, el material fue aclarado utilizando hipoclorito de sodio al 50% y teñido con

safranina diluida (2%) para mejorar el contraste de las estructuras. Posteriormente, fue montado en un medio de glicerina y observado en microscopio NIKON Eclipse E2000 con cámara de fotos Nikon TV Lens 0.55 x DS (con la que se obtuvieron las fotografías que se muestran en las figuras). Los cortes de hoja se realizaron a mano alzada con hoja de afeitar. Además se realizaron dibujos de las estructuras con la cámara clara de dicho microscopio.

Observaciones en microscopio electrónico de barrido (MEB). En cuanto a la observación de caracteres en MEB, se realizó mediante la técnica de secado a punto crítico (SPC), método muy confiable y con baja producción de artefactos, recomendado para muestras muy blandas y altamente hidratadas. El primer paso consistió en re-hidratar las muestras en el caso de que no provengan de material fresco. Luego fueron fijadas en un fijador químico (FAA), con la finalidad de endurecer el contenido intracelular para que soporte el estrés físico de los pasos posteriores. Luego se procedió a la deshidratación del material, cuyo objetivo es eliminar el agua de la muestra sustituyéndola por etanol el cual será posteriormente intercambiado por el CO₂ líquido durante el secado a punto crítico (SPC). Para esto se fue transfiriendo el material en diluciones con agua destilada de etanol al 70%, 80%, 90% y llegando al etanol 100% (éste proceso se hace de manera gradual evitando así encogimiento drástico de las células). Luego el etanol fue eliminado de los tejidos mediante el secado a punto crítico (Punto Crítico BAL-TEC CP30). El material fue posteriormente montado en tacos con cinta doble-faz y cubierto por oro (recubrimiento metalizado por paladio). Las observaciones se llevaron a cabo en un microscopio JEOL/ JSM-6360 LV en el Museo de La Plata.

Observaciones en microscopio electrónico de barrido ambiental (MEBA). Para las observaciones en MEBA (realizadas principalmente en estilos), las flores del material de herbario fueron re-hidratadas como se indicó anteriormente sin realizar ningún tratamiento adicional. Las observaciones se realizaron con condiciones de humedad relativa del 90% y 625.5 Pa (4.7 torr) de presión en la cámara del ESEM. Los materiales fueron escaneados y fotografiados en un microscopio FEI/ Quanta 200 de la Facultad de Ingeniería de la Universidad Nacional de La Plata.

Observaciones en microscopio de fluorescencia. Para las observaciones en microscopio de fluorescencia (realizadas principalmente en estilos), las muestras fueron re-hidratadas como se explicó anteriormente y posteriormente montadas en agua entre porta y cubreobjetos. Se observaron en longitudes de onda del rango de los UV con un sistema de EPI-Fluorescencia. Las observaciones se realizaron en un microscopio Invertido de Fluorescencia Nikon Ti Eclipse, equipado con una cámara modelo Eclipse TI-U de Nikon (con la cual se tomaron las fotografías mostradas más adelante en este capítulo), perteneciente a la Plataforma de Microscopía Avanzada de la Facultad de Ciencias Exactas (Universidad Nacional de La Plata).

Análisis de tricomas glandulares del estilo. Debido al carácter inusual de los tricomas glandulares en estilo en Asteraceae, se realizó un análisis profundo con metodología específica de estas estructuras con el fin de estudiar su morfología e investigar la relación entre las fases de secreción de los tricomas y los estadios florales. Para la observación de tricomas glandulares del estilo se analizaron materiales de herbario de 10 de las 11 especies *Kaunia*. No se pudo analizar a *K. hosanensis* ya que no se han encontrado otros materiales además del material tipo. Las flores de dos especies (*K. camataquiensis* y *K. longipetiolata*) colectadas en el campo fueron fijadas en FAA y se estudiaron adicionalmente al material herborizado. En total se estudiaron las flores de 22 especímenes de herbario. Dependiendo de la disponibilidad y del estado floral de los especímenes de herbario, de 1 a 5 especímenes de cada especie de *Kaunia* fueron seleccionados para observar la presencia, localización y fase de secreción de los tricomas glandulares del estilo. Para cubrir diferentes estadios de madurez, incluyendo fases femeninas (estilos completamente exertos) y masculinas (corolas cerradas y polen liberado al tubo), se eligieron tanto flores en estado de pequeños pimpollos como completamente maduras (es decir con corolas abiertas y estilos completamente exertos). Entre 48 y 60 flores en varios estados de madurez fueron estudiados por especie para identificar la fase de desarrollo de los tricomas en cada estado floral. Para *K. ignorata*, solo se pudieron estudiar flores completamente maduras debido a la ausencia de estados florales más tempranos en el material de herbario disponible.

De acuerdo a Göpfert et al. (2005, 2009), la observación del crecimiento de la cámara subcuticular del tricoma glandular usualmente provee una referencia de la presencia y

cantidad de secreción así como el contenido celular provee información sobre la senescencia de las células permitiendo una apreciación visual del estado de desarrollo del tricoma glandular. En este análisis, basado en las premisas de Göpfert et al. (2005, 2009), se observaron el contenido de las células basales y el crecimiento de la cámara subcuticular para definir las fases de secreción de los tricomas glandulares del estilo en *Kaunia*. Para investigar la relación entre las fases de secreción de los tricomas y los estados florales, se estudiaron flores desde pequeños pimpollos hasta completamente maduras.

Test histoquímico para detectar lactonas sesquiterpénicas. En el marco del estudio de los tricomas glandulares del estilo de *Kaunia*, se realizó un test histoquímico para corroborar la presencia de lactonas sesquiterpénicas en los mismos. Especímenes de herbario de dos especies de *Kaunia* en las cuales la presencia de tricomas glandulares en el estilo fue confirmada por observaciones bajo el microscopio óptico fueron utilizadas para el test histoquímico. Los análisis histoquímicos realizados en materiales de herbario han probado ser exitosos en otras especies de Asteraceae (Hernández et al. 2015). Varias flores de cada especie fueron diseccionadas para obtener el estilo aislado. Los estilos fueron reconstituidos como se explicó anteriormente, blanqueados con hipoclorito de sodio (50%) y lavados dos veces con agua destilada esterilizada. Para detectar la presencia de lactonas sesquiterpénicas, el test fue llevado a cabo disponiendo las muestras en portaobjetos y agregando a las mismas una gota de ácido sulfúrico (Geissmann y Griffin, 1971; Andreucci et al., 2008). Las observaciones en microscopio óptico y las fotografías fueron tomadas con el mismo equipamiento detallado anteriormente.

2. Resultados

a. Hábito y tallo

Las especies estudiadas pertenecientes al género *Kaunia* son en su mayoría arbustos (Fig. 1 A-C) aunque a veces llegan a alcanzar la forma de pequeños árboles (Fig. 1 D). La mayoría de las especies tienen una altura de 2 a 5 m, pudiendo llegar a los 7 m en el caso de *K. gynoxymorpha* y *K. longipetiolata*. Dentro de la tribu Eupatorieae, la mayoría de las especies son hierbas perennes o arbustos, siendo pocos los casos en los que se encuentran

pequeños árboles como los de, por ejemplo, *Kaunia*, *Badilloa* R.M. King & H. Rob , *Critonia* P. Browne y *Koanophyllon* Arruda (King y Robinson, 1987).

Los tallos son leñosos, generalmente ramificados, erectos o ascendentes (con excepción de los de *K. camataquiensis* que son levemente arqueados), cilíndricos, estriados, generalmente pubescentes cuando jóvenes y glabros al madurar, salvo en *K. endyta* y *K. pachanoi*, en las cuales permanecen pubescentes hasta la madurez y *K. gynoxymorpha* y *K. longipetiolata* que presentan tallos puberulentos o subglabros.

Los entrenudos varían su longitud entre las distintas especies. En los extremos del rango se encuentran *K. pachanoi*, con entrenudos de menos de 2 cm y *K. camataquiensis*, *K. endyta* y *K. longipetiolata* cuyos entrenudos pueden alcanzar los 10 cm.

b. Hoja

Las hojas de *Kaunia* son perennes, aunque excepcionalmente pueden ser caducas como en *K. longipetiolata*. La caducidad de las hojas en *K. longipetiolata* ha sido documentada por Seibert (1993) en su trabajo que abarca los matorrales de *Kaunia longipetiolata* en Bolivia. En palabras del autor, esta especie: “... tiene hojas relativamente anchas que caen en la estación seca”. Durante uno de los viajes de campaña realizado en el marco de ésta tesis, se pudieron observar ejemplares de *Kaunia longipetiolata* en estado natural con muy poca cantidad de hojas sobre sus ramas, apoyando los datos de Seibert.

b.1. Filotaxis

Las hojas de todas las especies de *Kaunia* presentan una filotaxis opuesta y decusada. En algunas especies, de la yema foliar salen pequeñas ramas con hojas (Fig. 2 A). Esta filotaxis se corresponde con la encontrada en la tribu, siendo las Eupatorieas una de las pocas tribus básicamente de “hojas opuestas” dentro de la familia Asteraceae (King y Robinson, 1987).

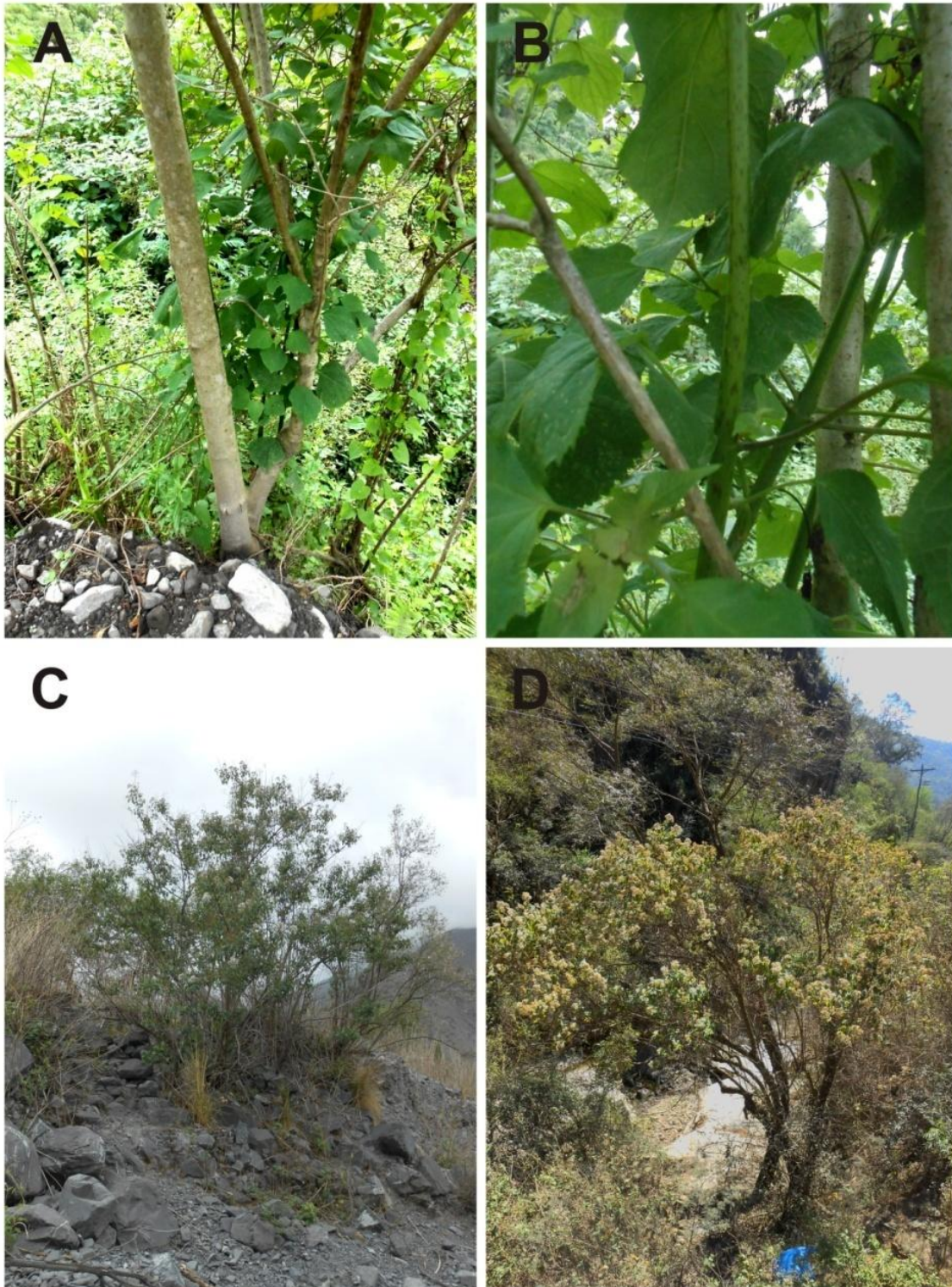


Figura 1. Detalle de hábitos y tallos en *Kaunia*. A, Tallos ramificados de *K. lasiophthalma*. B, Epidermis de ramas jóvenes en *K. lasiophthalma*. C, Hábito arbustivo en *K. saltensis*. D, Hábito arbóreo (nótese el tronco inferior) en *K. lasiophthalma*.

b.2. Pecíolo

Todas las especies presentan hojas pecioladas con excepción de *K. pachanoi*, cuyas hojas son prácticamente sésiles a subsésiles. Los pecíolos son simples, cilíndricos y varían entre glabros (*K. eucosmoides*, *K. lasiophthalma* y *K. saltensis*), puberulentos (*K. ignorata*, *K. camataquiensis* y *K. gynoxymorpha*) y pubescentes (*K. endyta*, *K. eucosmoides*, *K. longipetiolata* y *K. rufescens*). La longitud varía entre 1-8 cm, encontrándose en un extremo *K. pachanoi* (con hojas casi sésiles, y cuando presentes pecíolos de 1-2 mm) y en el otro *K. lasiophthalma* y *K. longipetiolata* con pecíolos que llegan a los 8 cm de largo.

Dentro de la tribu, las hojas pueden ser sésiles o largamente pecioladas, con variación dentro de todos los grupos, como ocurre en *Kaunia*.

b.3. Lámina

La forma básica de la lámina en *Kaunia* es simple y ovada, forma predominante dentro de la tribu (King y Robinson, 1980). No se han encontrado hojas divididas dentro del grupo. Además de la forma ovada básica (*K. endyta*, *K. gynoxymorpha*, *K. hosanensis*, *K. longipetiolata*, *K. saltensis*), se encontraron variaciones en algunas especies, por ejemplo, ovado-lanceolada (*K. ignorata*, *K. eucosmoides*, *K. lasiophthalma*, *K. longipetiolata*, *K. saltensis*), con tendencia a ovado-rómbica o deltoidea (*K. camataquiensis*, *K. lasiophthalma*, *K. rufescens*) u ovado- elíptica (*K. pachanoi*) (Fig. 2 C).

Las bases de la lámina varían entre cuneadas y redondeadas, o truncadas en *K. gynoxymorpha* (Fig. 2 D).

Los ápices en la mayoría de las especies son más bien acuminados, con tendencia a agudos en algunas especies (Fig. 2 E)

Los márgenes varían entre aserrados (*K. saltensis*, *K. lasiophthalma*, *K. pachanoi*), ondulado (*K. endyta*, *K. eucosmoides*), crenados (*K. ignorata*), o incluso pueden variar en el mismo individuo y presentar láminas con márgenes casi enteros y groseramente dentados (*K. camataquiensis*), láminas con márgenes aserrado o crenados y groseramente dentados (*K. rufescens*, *K. longipetiolata*, *K. hosanensis*) o láminas con márgenes enteros y crenados (*K. gynoxymorpha*) (Fig. 2 F). Incluso en *K. longipetiolata*, se observan márgenes enteros en las hojas de la inflorescencia, y dentados en las inferiores, lo que a veces complica la determinación de los materiales de herbario. En el caso de los márgenes dentados, los

dientes son siempre irregulares y en la mayoría de los casos mucronados (desembocando en cada mucrón una vena terciaria).

En cuanto al tamaño de las hojas, la especie que se diferencia del resto es *K. pachanoi*, ya que presenta hojas de tamaño muy pequeño y muy numerosas en comparación con las otras especies (1-2 x 0,4-1 cm). En el otro extremo se encuentran *K. lasiophthalma*, *K. rufescens* y *K. longipetiolata* con hojas que pueden alcanzar los 20 x 15 cm.

b.4. Venación

La mayoría de las especies de *Kaunia* presentan láminas con venación trinervada o pentanervada, con excepción de *K. endyta* y *K. gynoxymorpha* que presentan venación pinnatinervada (Fig. 2 B). Dicho carácter coincide con el patrón general de la tribu Eupatorieae, donde se encuentra un fuerte predominio del tipo de venación trinervada ya desde las subtribus basales (King y Robinson, 1987). En la mayoría de las especies la venación es acródroma suprabasal imperfecta, siendo acródroma basal imperfecta solamente en *K. saltensis*. Las venas secundarias nunca alcanzan el margen de la lámina, terminando siempre a los $\frac{3}{4}$ del largo total de la misma. En las láminas pinnatinervadas las venas secundarias son paralelas. Las venas terciarias se disponen de forma reticulada formando areolas, en algunas de las cuales, se encuentran terminaciones de haces (Esau, 1972).

b.5. Pubescencia

Siguiendo la terminología de Harris y Harris (1994), la pubescencia puede variar dentro del género entre hojas totalmente glabras (*K. saltensis*) o subglabras (*K. eucosmoides*) a muy pubescentes. Algunas especies presentan láminas muy pubescentes con una superficie en la cara abaxial de la lámina cubierta de tricomas tectores del 60-95%, (medido en lupa con aumento 4x) y además glandulosas (*K. rufescens*, *K. longipetiolata* y *K. endyta*). *Kaunia lasiophthalma* presenta una cobertura de tricomas tectores en la cara abaxial que varía entre 5-50% aprox. Y por último hay especies con láminas solo glandulosas (con tricomas glandulares y sin tricomas tectores) como *K. pachanoi*, *K. ignorata*, *K. camataquiensis* y *K. gynoxymorpha*. La superficie adaxial es glandulosa en mayor o menor medida y en la mayoría de las especies es glabra o glabrescente, siendo

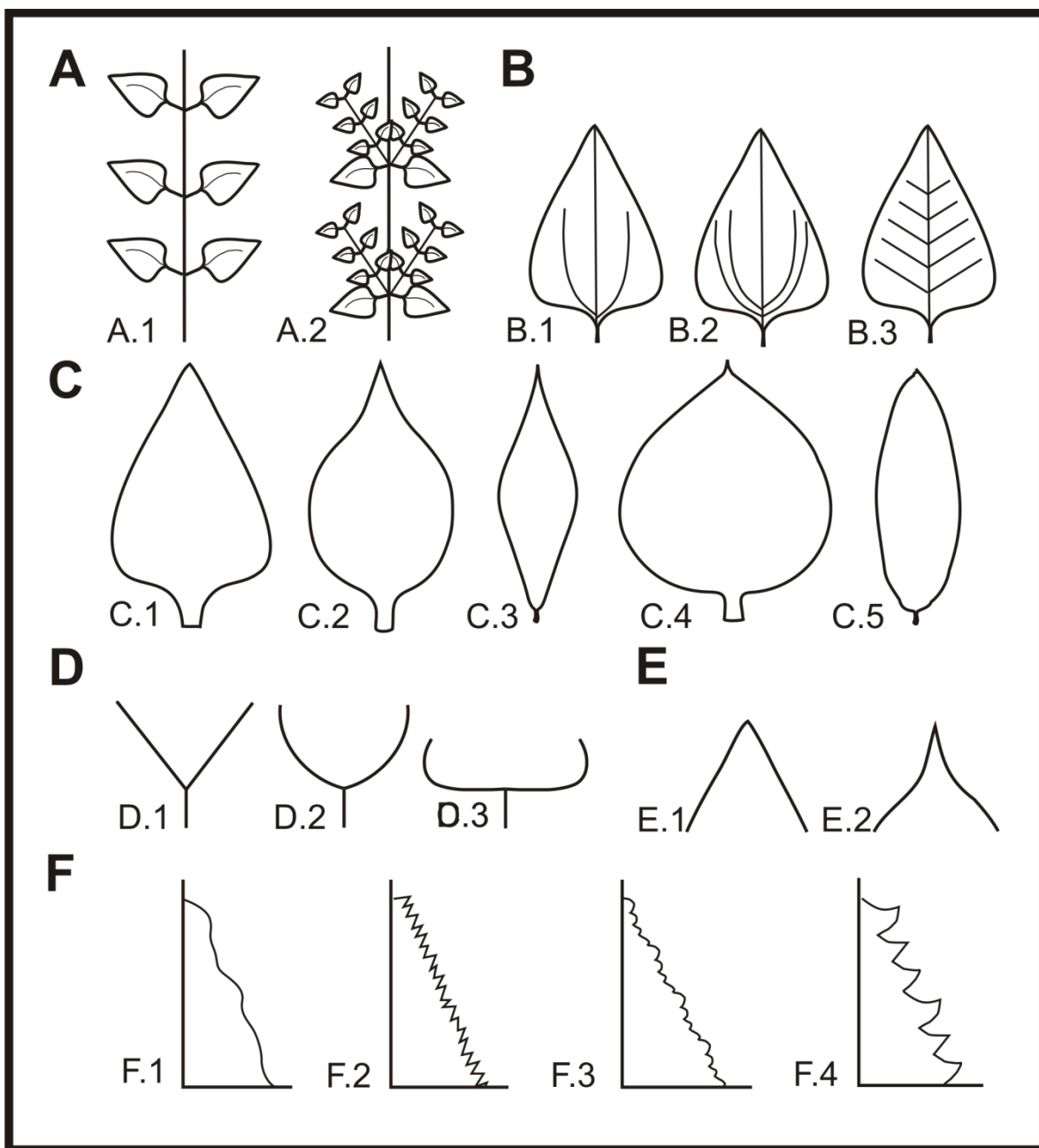


Figura 2. Morfología básica de las hojas de *Kaunia*. A, Filotaxis, A.1: Opuesta, A.2: Axilas de las hojas con pequeñas ramas. B, Tipos de venación, B.1: Trinervada, B.2: Pentanervada, B.3: Pinnatinervada. C: Formas de la lámina, C.1: Ovada, C.2: Ovado-lanceolada, C.3: Ovado-rómbica, C.4: Ovado-deltaídea, C.5: Ovado-elíptica. D, Tipos de la base de lámina, D.1: Cuneada, D.2: Redondeada, D.3: Truncada. E: Tipos de ápice de lámina, E.1: Agudo, E.2: Acuminado. F, Tipos de márgenes de lámina, F.1: Ondulado, F.2: Aserrado, F.3: Crenado, F.4: Groseramente dentado.

hirsuta en *K. endyta*. Los tricomas glandulares encontrados en las hojas son uniformes en color, tamaño y densidad por unidad de superficie. Según Rammaya (1962), los tricomas que presentan las hojas son de 3 tipos: a) glandulares biseriados vesiculares subtipo β , b) cónico simple, c) capitados.

a) Glandulares biseriados vesiculares subtipo β : El pie puede ser simple o compuesto, el cuerpo es biseriado, con 3-5 células de alto, oblongas o cuneadas, emarginadas. Las células de las dos columnas subopuestas. Contenido denso, usualmente persistente. Paredes celulares internas finas, externas levemente convexas, finas, lisas. Vesícula cuticular englobando a la fila terminal de células o restringida al ápice, persistente o colapsando tempranamente en el desarrollo. En la familia Asteraceae, los tricomas glandulares han sido ampliamente encontrados a lo largo de las familias y las tribus (Metcalf and Chalk 1979; Fahn, 1988; Ciccarelli et al. 2007) (Fig. 3 A).

b) Cónico simple: El pie puede ser simple o compuesto. El cuerpo es uniseriado, entero, de 2 o más células, cónicas, agudas o generalmente redondeadas hacia el ápice, con paredes transversales constrictas, a menudo nodulosas en las uniones de las células. Las células basales son 1 o más veces más anchas que largas, las paredes pueden o no estar engrosadas. Las paredes laterales pueden ser rectas o ligeramente cóncavas o convexas. (Fig. 3 B).

c) Capitados: pie simple o compuesto, uniseriados, filiformes, diferenciados en un “tallo” con 3 a 6 células, cilíndricas y una cabeza unicelular, más ancha que el tallo, oblongo-ovoidea u ovada (Fig. 3 C).

b.6. Anatomía

La epidermis es uniestratificada, con células isodiamétricas o rectangulares en sección transversal, cubierta por una cutícula en la superficie adaxial. La lámina en sección transversal muestra una anatomía de tipo dorsiventral. En el mesófilo se encuentran dos hileras de células de parénquima en empalizada sobre la cara adaxial (la capa más externa con células más largas y la interna con células más cortas) y parénquima esponjoso hacia la cara abaxial (Fig. 4 A). Éste tipo de disposición de las células (parénquima en empalizada restringido al lado adaxial de la lámina) es característico de plantas mesomórficas de las

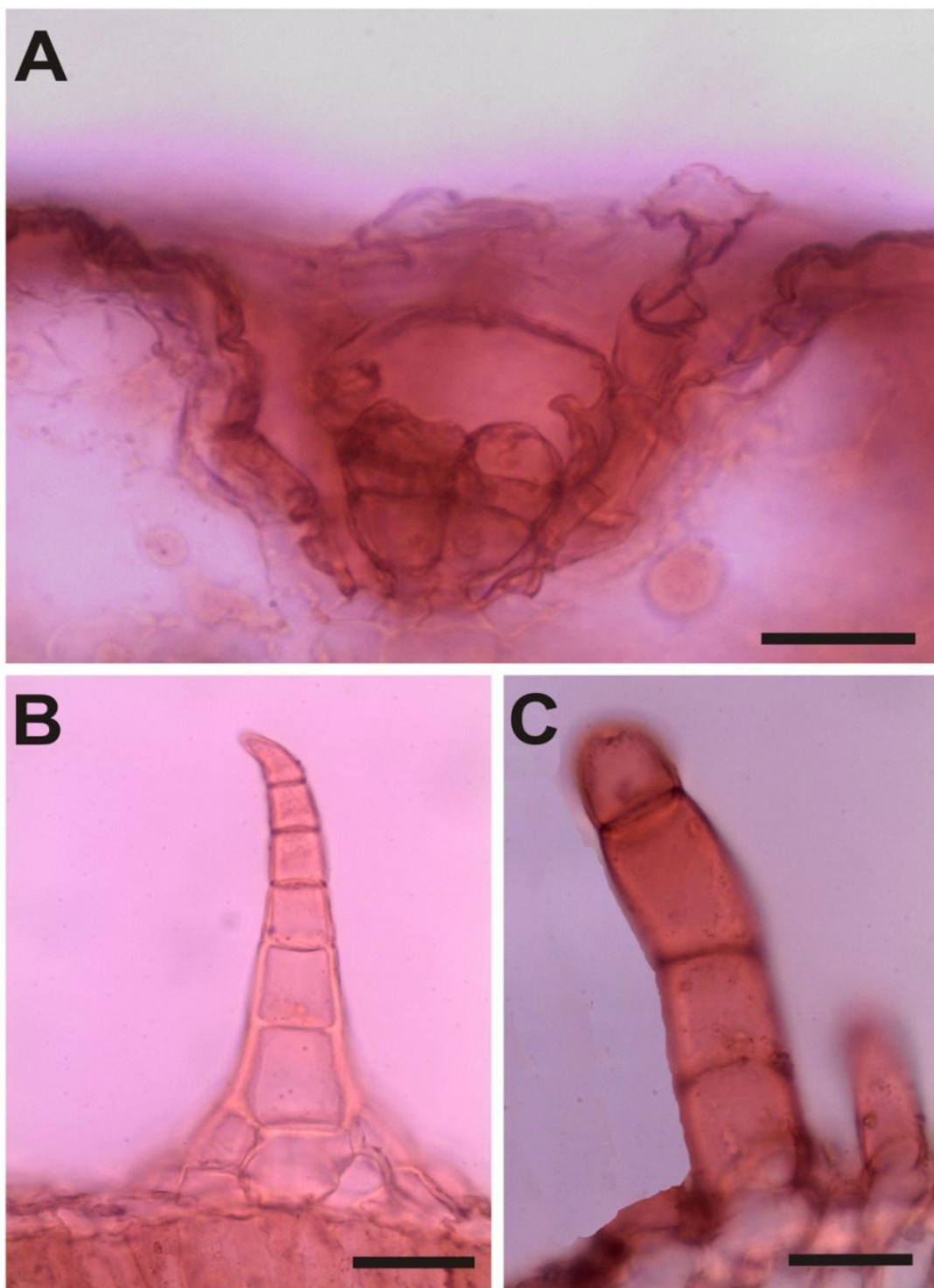


Figura 3. Tricomas encontrados en las láminas de *Kaunia*. A. Glandular biseriado vesicular subtipo β . B, Cónico simple. C, Capitado. Fotografías: A= *K. gynoxymorpha*, Buchtien 7550 (LP), B= *K. endyta*, Beck 29751, C= *K. endyta*, Zardini 2013 (MO). Escala: A= 22 μm , B= 45 μm , C= 35 μm .

regiones templadas (Esau, 1972). Cuando se encuentran tricomas glandulares biseriados subtipo β , éstos se hallan en criptas de la epidermis (Fig. 4 B). En algunas especies como *Kaunia lasiophthalma* se observaron canales en el mesófilo, entre el parénquima en empalizada y el esponjoso (Fig. 4 C y D). Los haces vasculares primarios son colaterales (Fig. 5 A, B y C). La mayoría de las especies presentan dos (Fig. 5 D) o más capas de colénquima en posición subepidérmica asociadas principalmente a la vena media (Fig. 5 E). Además se han observado en algunas especies (como *K. saltensis* y *K. gynoxymorpha*) de 2-4 canales secretores esquizógenos a la altura de la vena media (Fig. 5 F).

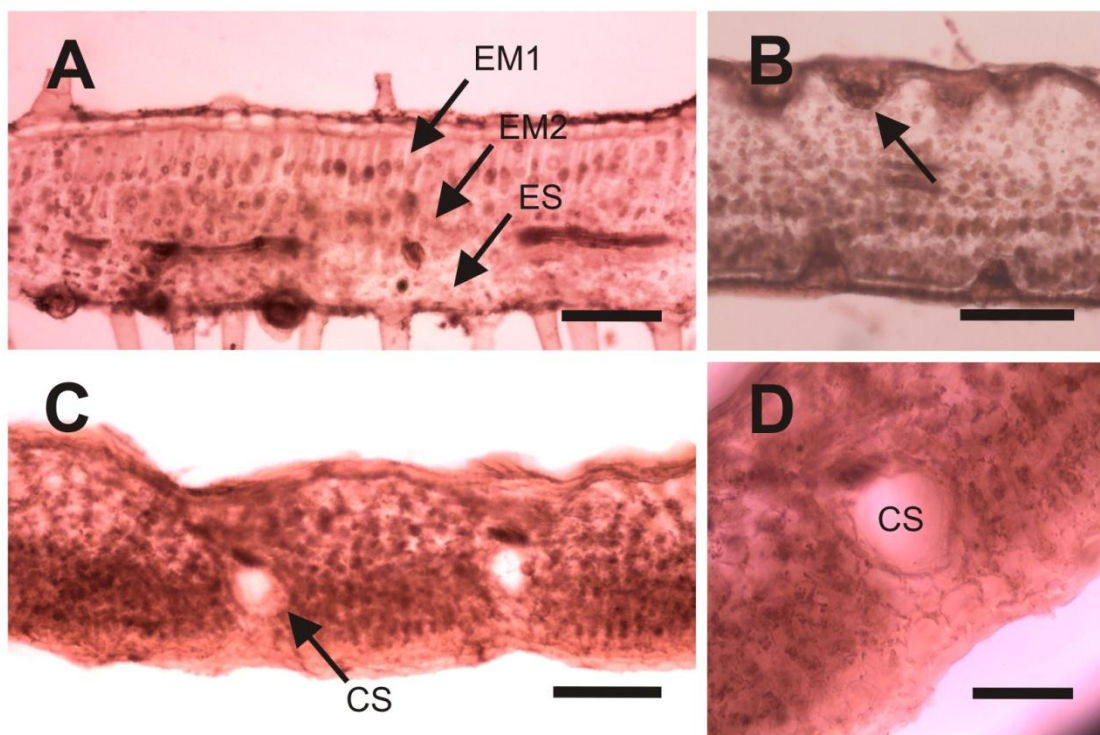


Figura 4. Anatomía del corte transversal a nivel del mesófilo en *Kaunia*. A. Corte transversal de mesófilo mostrando: EM1: hileras de células de parénquima en empalizada más externa, con células más largas; EM2: hileras de células de parénquima en empalizada más interna, con células más cortas; ES: parénquima esponjoso. B, Tricomas glandulares en criptas. C, Canales secretores en mesófilo. D, detalle de un canal secretor en mesófilo. Fotografías: A= *Kaunia endyta*, Zardini 2013 (MO), B= *K. gynoxymorpha*, Buchtien 7550 (LP), C y D= *K. lasiophthalma*, Cabrera 13586 (LP). Escalas: A= 140 μ m, B= 175 μ m, C= 125 μ m y D= 40 μ m.

Anatómicamente, las estructuras secretoras que han sido descritas para las Asteraceae son cavidades, ductos y tricomas glandulares (Tetley, 1925; Metcalfe y Chalk, 1950; Ramayya, 1962; Fahn, 1988; Lersten y Curtis, 1988; Simon et al., 2002; Milan et al., 2006; Andreucci et al., 2008). Plos et al. (2011), mostraron en su estudio que en otras especies de Eupatorieae (específicamente *Ophryosporus*), existiría una relación inversa entre el desarrollo de tricomas glandulares y del sistema de reservorios secretores. En el caso de *Kaunia*, puede observarse que el desarrollo de reservorios secretores (canales, ductos) es mucho menor en relación a la gran cantidad de tricomas glandulares que se encuentran en las láminas de las especies de este género. Por lo tanto se podría inferir que los tricomas glandulares, más que los canales secretores, serían los sitios primarios de producción de metabolitos secundarios en las láminas de las hojas de este grupo.

c. Capitulescencia

Para determinar el tipo de capitulescencias presentes en las especies de *Kaunia* se siguió la clasificación de Rua (1999). Las capitulescencias son siempre terminales y compuestas por numerosos capítulos. En algunas especies presentan un par de hojas reducidas en cada punto de ramificación (sub-áfilas), como en *K. saltensis*. En otros casos presentan hojas bien desarrolladas (hojosas), por ejemplo en *K. lasiophthalma*. Durante el análisis se pudieron determinar dos grandes tipos de capitulescencias:

a) Tirsoides: inflorescencia en forma de tirso (conjunto de florescencias parciales dispuestas lateralmente sobre un eje abierto, racimo de cimas) pero con el eje principal terminado en un capítulo. Presentes en *K. lasiophthalma*, *K. longipetiolata* (Fig. 6 A).

b) Cimoides: tirsoide fuertemente acrótono, formado por el eje principal rematado en un capítulo, y uno o dos paracladios distales ramificados de manera cimosa, de modo que el conjunto tiene aspecto de cima. Presentes por ejemplo en *K. saltensis*, *K. camataquiensis*, *K. rufescens*, *K. gynoxymorpha* (Fig. 6 B).

Los paracladios primarios siempre se disponen opuestos y decusados, y las ramificaciones pueden llegar a dar paracladios de cuarto orden (Fig. 6 C). La unidad de floración corresponde a una cima dicasial en la base y monocasial terminal. El número de

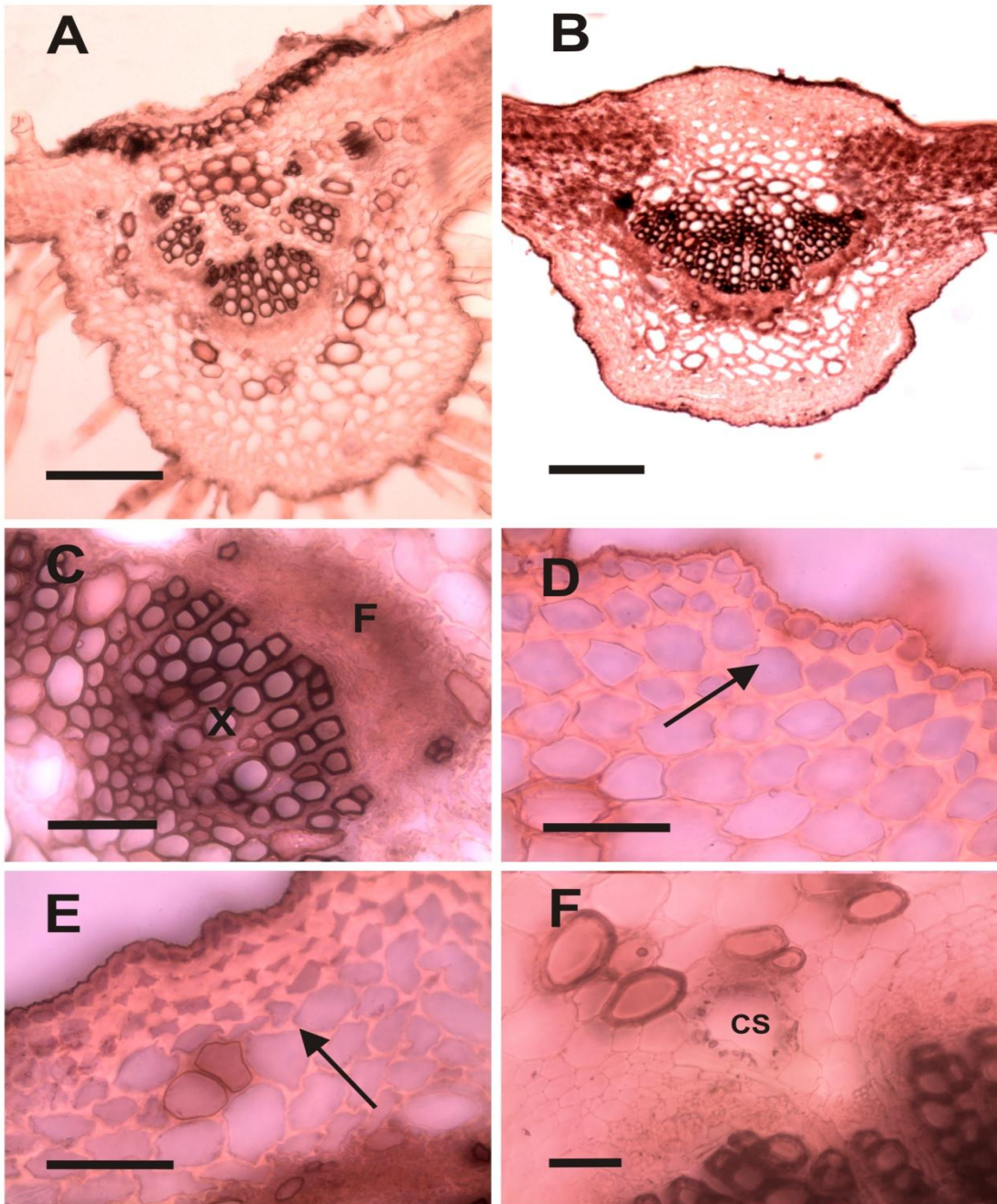


Figura 5. Anatomía del corte transversal a nivel de la vena media en *Kaunia*. A y B, Vista general de corte transversal a la altura de la vena media. C, Detalle de haz vascular, X: xilema, F: floema. D y E, Capas de colénquima masivo en posición subepidérmica. F, Canal secretor por fuera del haz vascular (CS). Fotografías: A, C, E= *Kaunia endyta*, Zardini 2013 (MO), B, D, F= *Kaunia saltensis*, Fabris 6329 (LP). Escalas: A= 36 μm , B= 56 μm , C= 200 μm , D= 175, E y F= 6 μm .

paraclados primarios puede variar entre 3 y 10. La longitud del eje entre paraclados determina el aspecto general, produciendo una forma más globosa o más alargada de la pseudoflorescencia.

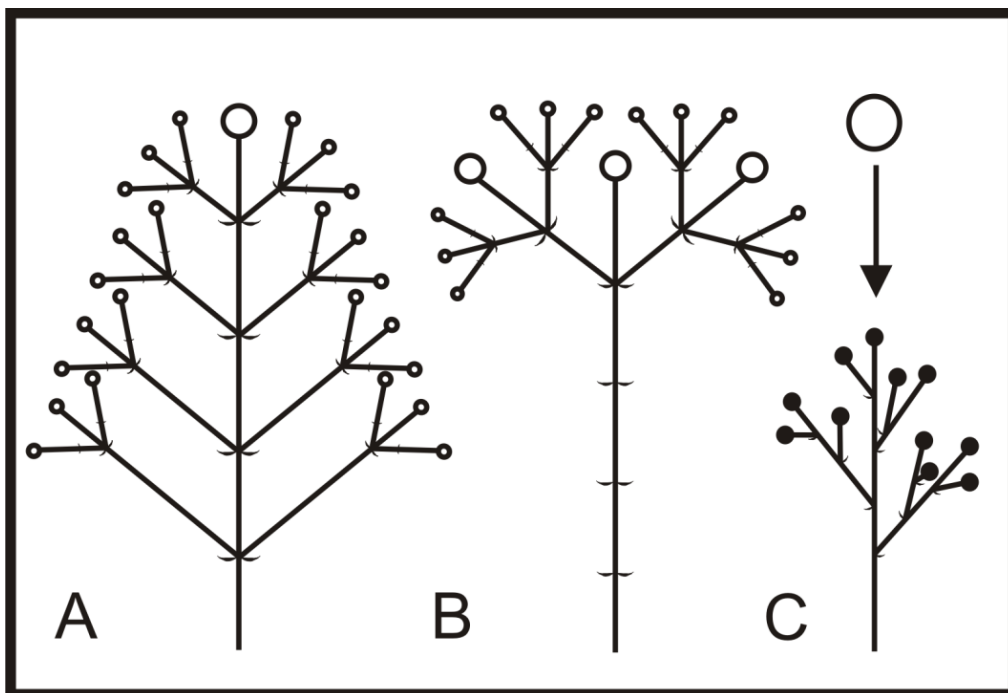


Figura 6. Tipos de capitulescencias encontradas en *Kaunia*. A, Tirsoide. B, Cimoide. C, Detalle de paraclados de cuarto orden. Los círculos negros corresponden a los capítulos; los círculos blancos corresponden a la estructura representada en C.

d. Capítulo

En *Kaunia*, los capítulos son homógamos, con todas sus flores hermafroditas, discoideos y pedunculados. La maduración de las flores es, al igual que en el resto de la tribu Eupatorieae, levemente posterior en las flores del centro del capítulo que en las periféricas. Los pedúnculos varían entre los 3-10 mm de longitud (llegando a 12 mm en *K. pachanoi*). En dichos pedúnculos se encuentran pequeñas brácteas, de disposición alterna u

opuesta y base abrazadora, en una cantidad de 1-4 en la mayoría de las especies y alcanzando un número de 8 en *K. pachanoi*.

e. Involucro

El involucro en todas las especies es acampanado. Los filarios se disponen en 2 o 3 series, levemente desiguales. Tradicionalmente, el involucro de las Eupatorieas se ha caracterizado como imbricado, subimbricado o eximbricado (King y Robinson, 1987). Incluso, estas diferenciaciones han dado lugar a la determinación de secciones por ejemplo dentro del género *Eupatorium* (ver Cabrera y Vittet, 1954). La mayoría de las especies de *Kaunia* han sido ubicadas por distintos autores en la antigua sección “Eximbricata” (Engler, 1908; Robinson, 1919; 1920b; Cabrera y Vittet, 1954), a la cuál se corresponden brácteas involucrales más o menos iguales, en 1-2 series apenas imbricadas, pero a menudo con 1-3 brácteas externas considerablemente más corta. Analizando detalladamente el involucro de éstas especies se han encontrado casos de involucros con 3 series de filarios, siendo generalmente la serie intermedia y la interna bastante similares. Además, en la forma eximbricata (característica de la subtribu Oxylobinae entre otras, King y Robinson, 1987), los filarios persisten hasta después de la caída de las cipselas aunque algunos pocos internos son deciduos en el caso de *K. lasiophthalma*, *K. camataquiensis*, *K. endyta* y *K. rufescens*. Solo *K. gynoxymorpha* y *K. hosanensis* han sido ubicadas por Robinson (1920a y 1932, respectivamente cuando pertenecían a *Eupatorium*), en la sección “Subimbricata” en la cual las brácteas involucrales son muy desiguales, las exteriores gradualmente más cortas, en 3 a varias series. Aquí se confirma que los caracteres de estas últimas especies se corresponden con las características de la sección Subimbricata. Sin embargo, en el presente trabajo, se considera que las diferencias en la morfología de los involucros entre las especies no justifican su inclusión en grupos morfológicos diferentes, debido a la presencia de estados intermedios entre lo que podría considerarse “Eximbricata” y “Subimbricata” propiamente dicho.

e.1. Filarios

En cuanto a la cantidad total de filarios del involucreo por capítulo, se encontraron capítulos con 12 y hasta 29 filarios dentro de las especies de *Kaunia*.

La forma de los filarios varia en las especies según su posición. Los externos suelen ser ovados, con ápice agudo a subagudo; los intermedios (cuando presentes) son ovados u ovado-lanceolados, con ápice subagudo u obtuso y los internos pueden variar entre oblongo-lanceolados a obovado-oblongos, con ápices obtusos o subobtusos. Los márgenes suelen ser escariosos y fimbriados (Fig. 8 A).

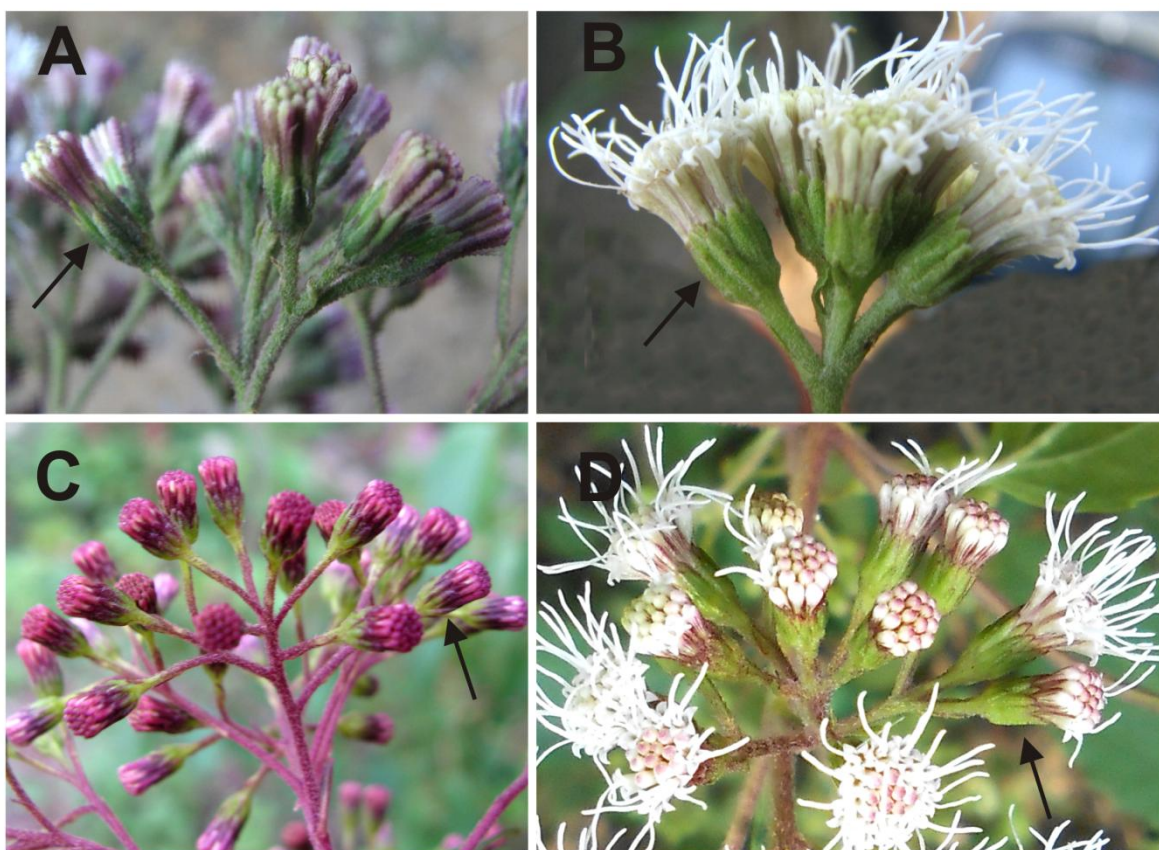


Figura 7. Fotografías mostrando textura y color de los filarios de *Kaunia*. A, Filarios en capítulos inmaduros de *K. longipetiolata*. B, Filarios en capítulos maduros de *K. camataquiensis*. C, Filarios en capítulos inmaduros de *K. saltensis*. D, Filarios en capítulos maduros de *K. saltensis*.

En cuanto a su color y textura, se ha observado material vivo de *K. saltensis*, *K. lasiophthalma*, *K. camataquiensis*, *K. rufescens* y *K. longipetiolata* y se ha podido constatar que en estas especies los filarios tienen una textura herbácea, siendo verdes, a veces con el ápice purpureo (Fig. 7 A-D).

En cuanto a la nerviación, los filarios suelen ser trinervados, aunque las venas pueden ramificarse (Fig. 8 A). Generalmente asociado al tejido de conducción, los filarios presentan tejido de sostén (estereoma), que puede estar dividido o no (Fig. 8 A). El estereoma aparece en mayor proporción en filarios externos e intermedios (cuando están presentes).

Todas las especies presentan filarios glandulosos (con tricomas glandulares biseriados vesiculares subtipo β) (Fig. 8 B) con excepción de *K. saltensis* cuyos filarios presentan sólo 1 a 3 tricomas glandulares. La pubescencia (siguiendo la terminología de Harris y Harris 1994) varía entre filarios puberulentos a largamente pubescentes, y los tricomas son filiformes simples variando la cantidad de células y septos. Ambos tipos de tricomas se encuentran sobre la cara externa de los filarios (Fig. 8 B). La pubescencia y presencia de tricomas glandulares en filarios ha sido considerada un carácter importante para identificar a las especies de *Kaunia*. En el capítulo siguiente (IV) se estudiará, a través de un análisis estadístico, el valor diagnóstico de este carácter, entre otros.

f. Receptáculo

En todas las especies de *Kaunia* se encontraron receptáculos planos a levemente convexos. Esta forma es la más común dentro de la tribu Eupatorieae (King y Robinson, 1987).

En la mayoría de las especies el receptáculo es desnudo. Solo en *K. longipetiolata*, el receptáculo es piloso. Debido a que varios géneros que no se encuentran cercanamente relacionados dentro de la tribu presentan receptáculos con tricomas (King y Robinson, 1987), a priori, éste no sería un carácter diagnóstico importante que sustente grupos de géneros.

En el receptáculo, la superficie entre las cicatrices de las cipselas está esclerificada y la forma de dichas cicatrices es levemente redondeada-poligonal, dando el aspecto de un receptáculo areolado (Small, 1919).

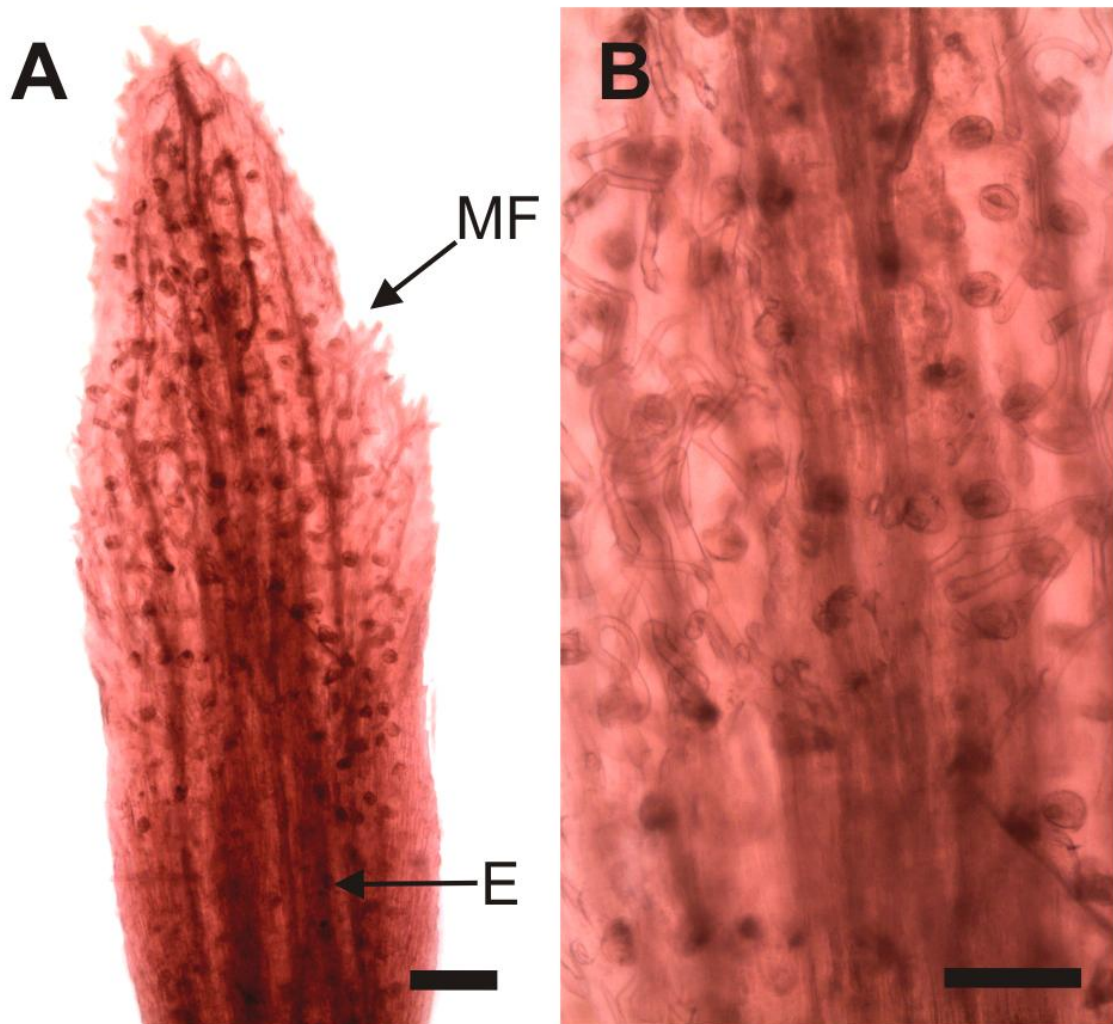


Figura 8. Fotografías de microscopio óptico mostrando al filario. A, Vista dorsal de filario, posición de estereoma (E) y margen fimbriado (MF). B, detalle del filario mostrando pubescencia y tricomas glandulares. Fotografías: A y B= *Kaunia longipetiolata*, Wurdack 1767 (LP). Escalas: A y B= 250 μm .

g. Flores

Las flores de los capítulos de *Kaunia* son siempre hermafroditas y fértiles, al igual que en el resto de la tribu (King y Robinson, 1987). El número de flores por capítulo de la mayoría de las especies varía entre 20-30, aunque es menor en *K. pachanoi* (10-16) y mayor en *K. lasiophthalma*, *K. rufescens*, *K. gynoxymorpha* (alcanzando a las 38-40 flores). El valor máximo de flores por capítulo se encontró en *K. endyta*, en la cual se observaron hasta 45 flores por capítulo. El número de flores encontrado en *Kaunia* es similar al de varios géneros dentro de la subtribu Oxylobinae, por lo que no sería un carácter diagnóstico importante dentro del grupo.

g.1. Corola

Las corolas generalmente son infundibuliformes o tubuloso-infundibuliformes, presentando una transición gradual entre tubo y limbo (Fig. 9 A y B). El largo de la corola varía entre 3,5-5 mm de longitud. En todos los casos, las corolas son 5-dentadas, con lóbulos deltoides de 0,4-0,6 x 0,3-0,5 mm (Fig. 10 A y D). Este patrón es característico



Figura 9. Corolas de *Kaunia*. A, Corolas de *K. camataquiensis*, se puede observar la corola infundibuliforme, con 5 lóbulos. B, Detalle de corola de *K. longipetiolata*.

de la tribu (lóbulos cortos en relación al total de la corola), con unos pocos géneros que presentan lóbulos profundamente divididos (*Mikania*, *Neomirandea* y *Steyermarkina*) (King y Robinson, 1987).

Las células de la mayoría de las corolas en todas las especies de *Kaunia* son angostas y con paredes verticales sinuosas, siendo más evidente a la altura de la “garganta” de la corola, por debajo de los lóbulos (Fig. 11 A; Fig. 10 B). Este patrón fue observado en la mayoría de los géneros de la tribu Eupatorieae (King y Robinson, 1987).

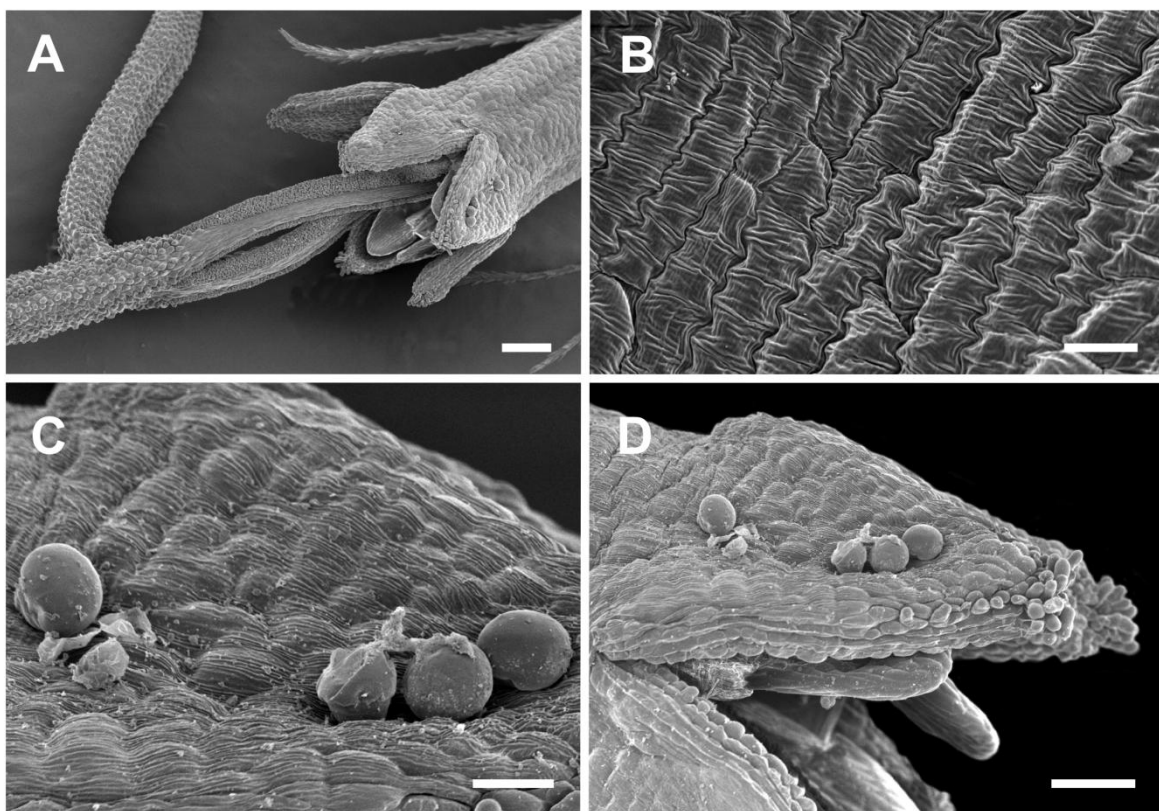


Figura 10. Fotografías de MEB de corola. A, Detalle zona apical corola. B, Células con bordes sinuosos de la garganta de la corola. C, Tricomas glandulares en superficie externa de lóbulos de corola. D, Detalle de lóbulo de corola mostrando las papilas alargadas del ápice. Fotografías: A, C y D: *K. lasiophthalma*, Viera Barreto et al 54 (LP); B: *K. camataquiensis*, Viera Barreto et al. 44 (LP). Escalas: A= 200 μm , B= 20 μm , C= 50 μm , D= 100 μm .

En cuanto a la pubescencia, todas las especies de *Kaunia* presentaron tubo glabro o excepcionalmente con 2 o 3 tricomas glandulares (tricomas glandulares biseriados vesiculares subtipo β (Fig. 11 B), más alargados y con vesícula más pequeña que los de los lóbulos). La superficie externa de los lóbulos de la corola es glandulosa con tricomas glandulares biseriados vesiculares subtipo β ; más cortos y con vesícula más grande que los del tubo (Fig. 10 C), a veces con papilas alargadas en sus extremos (Fig. 10 D).

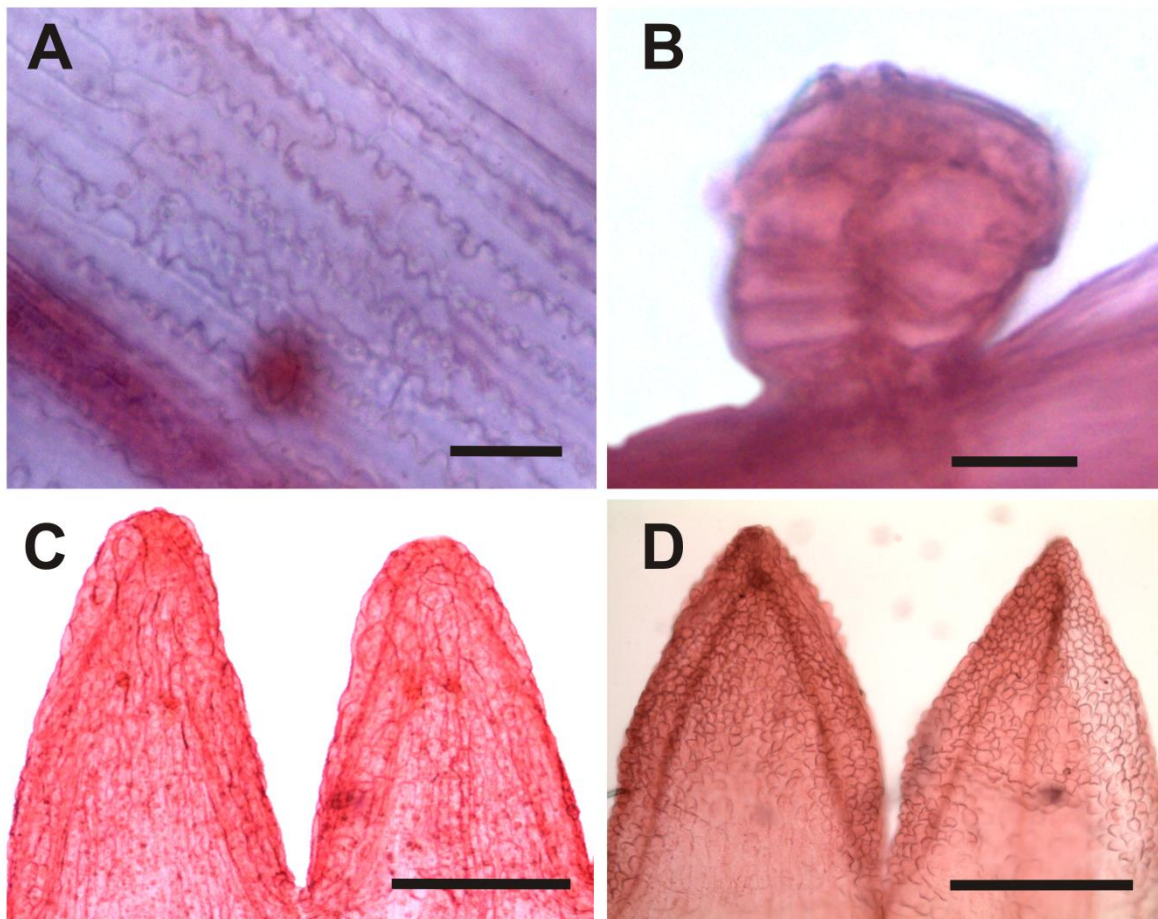


Figura 11. Fotografías tomadas con microscopio óptico de corolas. A, Tricoma glandular del lóbulo de la corola. B, Células sinuosas de la garganta de la corola. C, Superficie interna de los lóbulos de la corola lisa. D, Superficie interna de los lóbulos de la corola mamilosa-papilosa. Fotografías: A= *Kaunia longipetiolata*, Wurdack 1767 (LP); B= *Kaunia longipetiolata*, Espinosa 691 (NY); C= *Kaunia saltensis*, Fabris 5334 (LP); D= *Pachythamnus crassirameus*, McVaugh 22646 (NY), Escala: A= 40 μ m, B=18 μ m, C y D= 225 μ m.

La superficie interna de los lóbulos de la corola es lisa (Fig. 11 C), lo cual contrasta con las superficies internas de los lóbulos mamilosas o papilosas, carácter diagnóstico de la subtribu Oxylobinae (Fig. 11 D). Este carácter se discutirá ampliamente en el capítulo IX (Análisis Cladístico) ya que mostró ser una sinapomorfía del grupo de especies pertenecientes a *Kaunia*.

g.2. Estambres

Los filamentos de los estambres de *Kaunia* se encuentran bien desarrollados y se insertan a la altura del primer tercio de la corola aproximadamente, como ocurre en la mayoría de las especies de la tribu Eupatorieae (King y Robinson, 1987). Las anteras varían de tamaño entre 1-2 x 0,4 mm (medidas desde el ápice del apéndice conectival hasta la base de las tecas). El collar anteral es morfológicamente uniforme en todo el género, rectangular (no ensanchado), de 0,2-0,5 x 0,1 mm, con células distales rectangulares y células basales cuadrangulares de paredes engrosadas (Fig. 12 A).

El collar anteral en la tribu Eupatorieae muestra más variación que en ninguna otra subtribu, aunque el patrón de células cuadrangulares (más cortas) cerca de la base y rectangulares (elongadas) cerca del ápice es el más común dentro de las Eupatorieae (King y Robinson, 1987).

Las tecas son obtusas en la base (Fig. 12 C y D), menos en *K. gynoxymorpha* que son auriculadas (Fig. 12 E y F). El apéndice conectival en todas las especies de *Kaunia* es ovado a deltoideo, de ápice redondeado, de 0,2-0,3 mm x 0,3-0,4 mm (Fig. 15 F). Las células más externas del apéndice conectival están engrosadas (Fig. 12 B). Si bien dentro de la subtribu Oxylobinae este tipo de apéndice conectival es el más común, dentro de la tribu se observa una fuerte predisposición a la reducción del mismo en muchos grupos (King y Robinson, 1987).

g.3. Estilo

En *Kaunia*, el estilo, cuando desarrollado, sobrepasa la corola quedando las ramas totalmente exertas (Fig. 13 A y B; 15 A). La base del estilo es glabra y no ensanchada (sin nodo basal) (Fig. 14 A). El estilo se encuentra inmerso en un nectario lobulado glabro

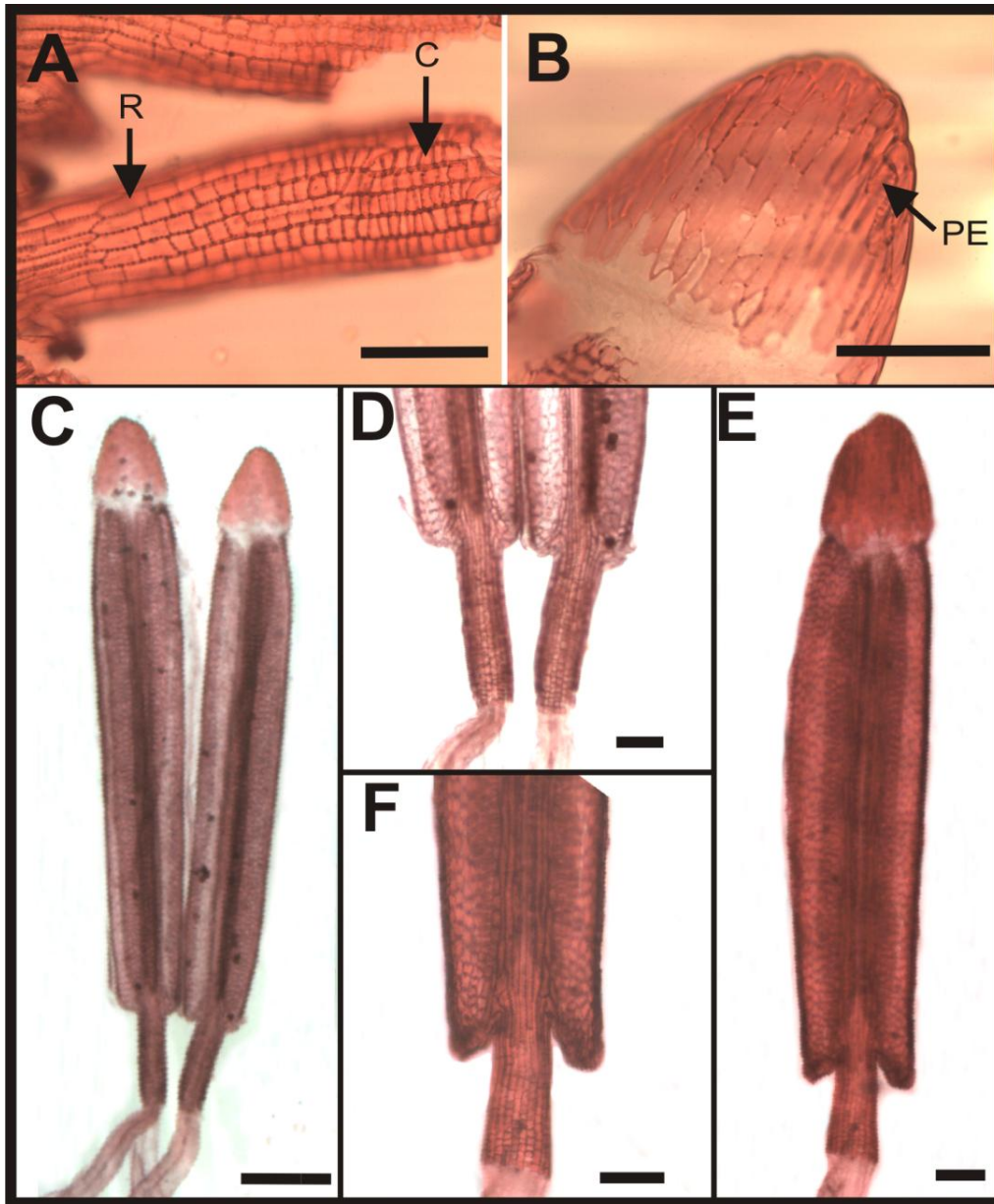


Figura 12. Fotografías de estambres de *Kaunia*. A, Collar anteral, (R) Células rectangulares distales, (C) Células cuadrangulares basales B, Apéndice superior, (PE) célula con paredes engrosadas. C, Estambres completos con tecas obtusas. D, Detalle de tecas obtusas. E, Estambre completo con tecas auriculadas. F, detalle de tecas auriculadas. Fotografías: A= *Kaunia lasiophthalma*, Cabrera 13586 (LP), B= *Kaunia endyta*, Zardini 2013 (MO), C y D= *Kaunia lasiophthalma*, Steinbach 114 (LP), E y F= *Kaunia gynoxymorpha*, Buchtien 7550 (LP). Barras de escala: A= 125 μ m; C= 300 μ m; B, D, F y E= 100 μ m.

(Fig. 14 B) y que presenta estomas los cuales, según King y Robinson (1987), funcionarían como poros secretores (Fig. 15 E). Las ramas del estilo son lineares, de ápice redondeado (Fig. 14 C; 15 B). En todas las especies de *Kaunia* se encontró la misma proporción entre zona fértil y estéril: 1/3 basal ocupado por la zona fértil y 2/3 terminales ocupados por la zona estéril, que a su vez es papilosa en ambas caras (Fig. 14 D; 15 B). La zona fértil presenta papilas receptivas dispuestas en dos bandas marginales (Fig. 14 E). La longitud total del estilo varió entre 6-9,5 mm. La longitud de las ramas varió entre 2,5-6,5 mm.

Las papilas de los apéndices estériles de las ramas del estilo en *Kaunia* presentan las células epidérmicas con la cutícula densamente estriada, con estrías longitudinales (Fig. 15 C y D). Este patrón coincide con aquellos característicos de la tribu Eupatorieae (Erbar y Leins, 2015).

La morfología del estilo, entre otros caracteres vegetativos y reproductivos, ha sido importante en la delimitación de los grandes clados de la familia Asteraceae (Bremer, 1994).



Figura 13. Estilos maduros exertos en *Kaunia*. A, Estilos de *K. camataquiensis*. B, Estilos de *K. longipetiolata* (Fotografías: Mariana Grossi).

Varios autores coinciden en que el estilo comprende el carácter distintivo más importante de la tribu Eupatorieae, especialmente las bases pubescentes, la consistente separación de las líneas estigmáticas y el gran alargamiento de los apéndices estériles (Small, 1919; King y Robinson, 1987; Bremer, 1994). En el caso de *Kaunia*, se pueden observar estos caracteres salvo las bases pubescentes, que en las especies estudiadas mostraron ser totalmente glabras.

Los estilos en la tribu Eupatorieae son usualmente tan prominentes como los verdaderos radios de algunas especies de la tribu Astereae y aparentemente su función de atracción a polinizadores es equivalente a los mismos o a las brácteas coloridas (Cassini, 1819; King y Robinson, 1987).

En la mayoría de las especies de *Kaunia* (11/14) se han encontrado tricomas glandulares en las ramas del estilo. Se realizó un análisis detallado sobre la presencia y desarrollo de estos tricomas debido a su singularidad y su detección por primera vez en *Kaunia*. El objetivo de este análisis específico fue estudiar la morfología de estos tricomas en las especies de *Kaunia*, identificar los estadios del desarrollo floral en las que están presentes y la fase de secreción en cada estadio, así como identificar el contenido de los tricomas y dilucidar su posible función.

g.3.1. Tricomas glandulares del estilo

Los tricomas glandulares en las Asteraceae han sido encontrados tanto en estructuras vegetativas como reproductivas. En las estructuras florales, los tricomas glandulares son comunes en filarios, corolas y cipselas (Anderberg et al., 2007). La presencia de tricomas glandulares en anteras ha sido menos reportada (Carpenter, 1999; Robinson, 1999; Göpfert et al., 2005). Los tricomas glandulares en el estilo no son comunes en la familia, aunque han sido encontrados en unos pocos géneros de Eupatorieae (King y Robinson, 1987). Mientras los tricomas glandulares dispuestos sobre la superficie dorsal de las ramas del estilo han sido reportados para algunas tribus (e.g., Heliantheae, King y Robinson 1987; Vernonieae, Via do Pico et al., 2016), la presencia de dichas glándulas en la superficie ventral de las ramas del estilo es aparentemente única de la tribu Eupatorieae (King y Robinson, 1987).

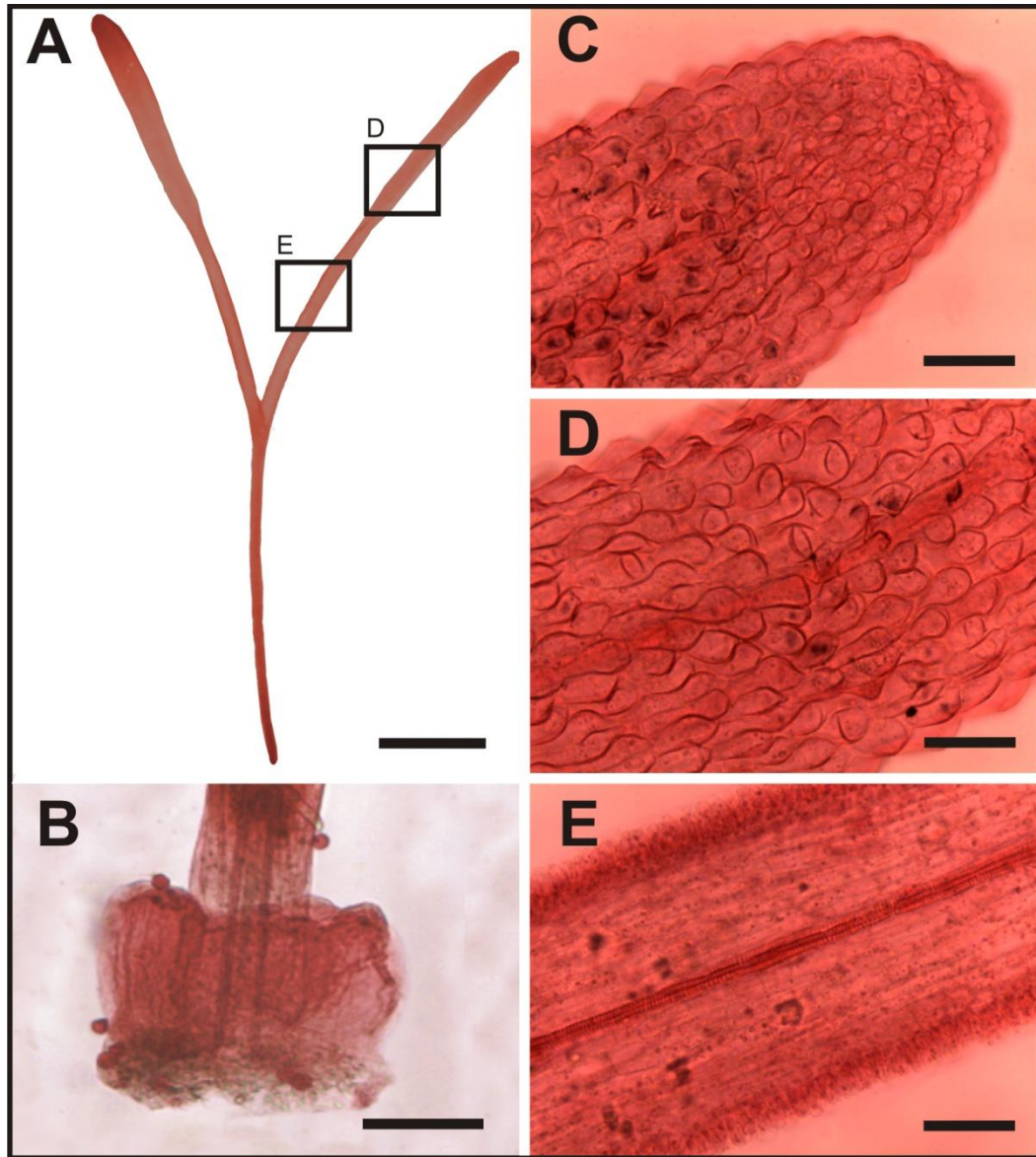


Figura 14. Detalles del estilo de *Kaunia*. A, Vista general de estilo mostrando las ramas lineares y la base del estilo uniforme (no ensanchada); los cuadrados refieren a las áreas detalladas en las figuras D y E. B, nectario basal. C, detalle del ápice de la rama del estilo. D, detalle de las papilas de la zona estéril de las ramas del estilo. E, detalle de la zona fértil de las ramas del estilo, mostrando las dos líneas estigmáticas. Fotografías: A, B, C y D= *Kaunia saltensis*, Delucchi 1468 (LP), E= *Kaunia saltensis*, Fabris 6329 (LP). Escala: A= 2,5 mm, B, C y D= 100 µm, E= 300 µm.

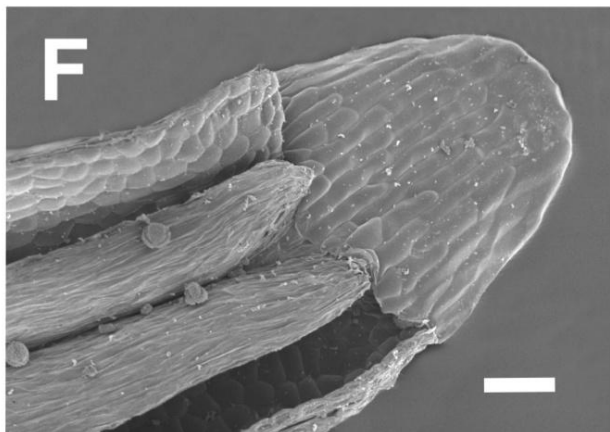
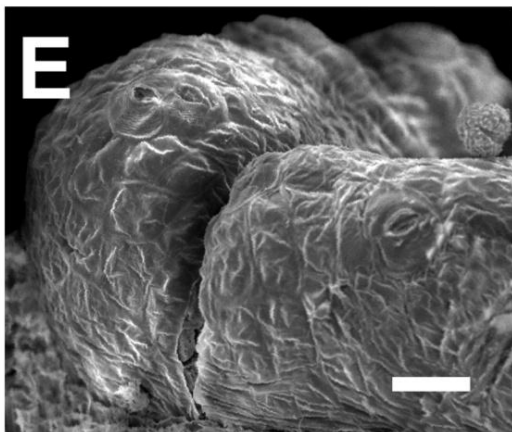
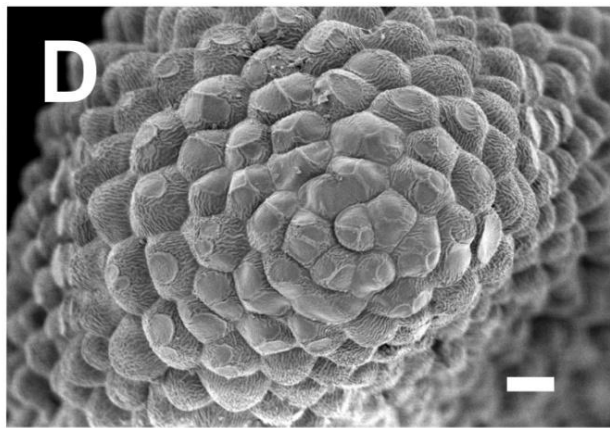
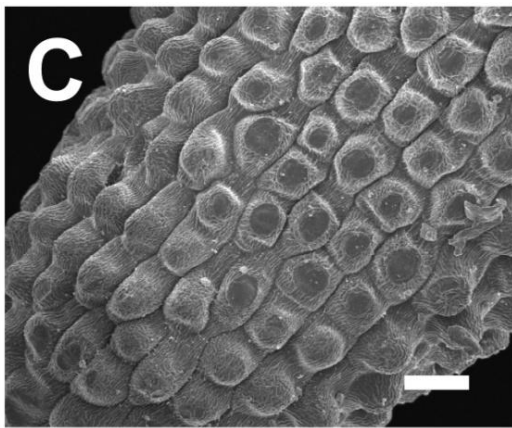
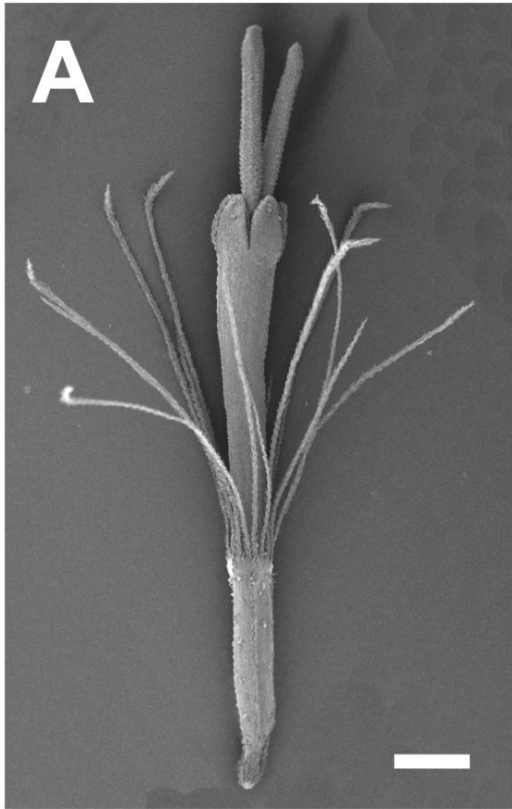


Figura 15. Fotografías de MEB de estilos y anteras de *Kaunia*. A, Vista de la flor completa mostrando el estilo exerto. B, Detalle de ramas del estilo. C, Detalle de las papilas de la zona estéril de las ramas del estilo, se pueden observar las células estriadas, vista lateral. D, Vista apical de la rama del estilo, se pueden observar las células estriadas de las papilas. E, Detalle del nectario basal, donde se pueden ver estomas. F, Apendice conectival. Fotografías: A, B y F: *K. saltensis*, Viera Barreto et al. 49 (LP); C y D: *K. lasiophthalma*, Viera Barreto et al 54 (LP); E: *K. camataquiensis*, Viera Barreto et al. 44 (LP). Escalas: A= 1 mm, B= 500 μ m, C= 50 μ m, D y F= 50 μ m E= 20 μ m.

En *Kaunia*, como se detalló anteriormente, los tricomas glandulares son comunes en hojas, filarios, cipselas y corolas en la mayoría de sus especies. Durante la realización de esta tesis, se encontraron tricomas glandulares también en los estilos de *Kaunia* (Eupatorieae) y se reportan por primera vez.

Una colección de sesquiterpenos ha sido aislada en *Kaunia*, incluyendo derivados de estos compuestos que probaron tener actividad anticancerígena in vitro (Rücker et al., 2001) (ver Capítulo VII). Hasta el presente, la fuente de estos compuestos secundarios en *Kaunia* no había sido investigada, aunque, como ocurre en otras Asteraceae, los tricomas glandulares podrían estar involucrados en la producción de lactonas sesquiterpénicas.

Además del valor taxonómico potencial de los tricomas glandulares a nivel de género, la presencia de dichas glándulas en los estilos de *Kaunia* generó preguntas interesantes sobre su importancia biológica. En efecto, se ha sugerido que los metabolitos secundarios, como las lactonas sesquiterpénicas, podrían funcionar como un mecanismo de defensa química (Levin, 1973; Duke, 1994; Rossi Monteiro et al., 2001; Elger et al., 2009).

En esta sección de la presente tesis, se buscó estudiar la morfología de los tricomas glandulares del estilo en las especies de *Kaunia* e indentificar los estadios del desarrollo floral en las que están presentes y la fase de secreción de los tricomas en cada estadio floral. También se llevó a cabo un test histoquímico para detectar la presencia de lactonas sesquiterpénicas.

Morfología, ubicación y fases de secreción de los tricomas glandulares. Los tricomas glandulares en el estilo fueron detectados en ocho de las diez especies estudiadas de *Kaunia* (*K. camataquiensis*, *K. endyta*, *K. eucosmoides*, *K. ignorata*, *K. lasiophthalma*, *K.*

longipetiolata, *K. pachanoi*, *K. rufescens*). Dichos tricomas no fueron encontrados en *K. saltensis* ni *K. gynoxymorpha*. Los tricomas observados corresponden al tipo glandular biseriado subtipo β (Ramayya, 1962). El cuerpo del tricoma presenta dos columnas de 5 a 6 células más anchas que altas (Fig. 16 A, 17 A). Las células apicales son un poco más largas que las basales y tienen una fina cutícula que se eleva para formar una cámara subcuticular donde se acumulan los productos de secreción. (fig. 16 A). Cuando se encuentra en un estado de maduración avanzado, la cámara subcuticular es globosa y rodea completamente a las células apicales. (Fig.16 A). Durante la observación bajo los dos tipos de microscopios electrónicos de barrido (MEB y MEBA), se encontraron estructuras particulares, en la superficie de la cutícula rodeando la cámara, las cuales han sido interpretadas en este estudio como microporos (Fig. 17 A y B). En otros casos, la cutícula se encontró rota, probablemente como parte del proceso de secreción.

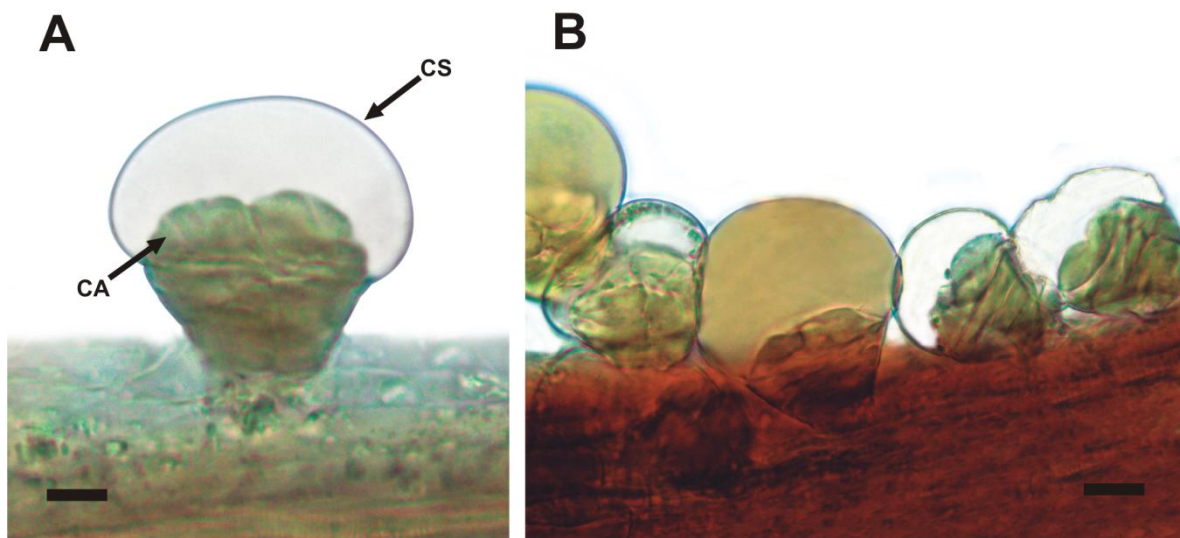


Figura 16. Morfología de los tricomas glandulares en los estilos de *Kaunia*. A, Tricoma glandular del estilo mostrando las células basales, las células apicales algo más largas que las basales y la cámara subcuticular; cámara subcuticular (CS) y una célula ápical (CA). B, Cara ventral de la rama del estilo mostrando un grupo de tricomas glandulares. Fotografías: A y B= *K. longipetiolata*, B. Peyton 1144 (F). Escalas: A = 12 μ m, B = 18 μ m.

Los tricomas glandulares fueron encontrados en número de 1 a 25 en ambas ramas del estilo siempre sobre la superficie ventral de las mismas (Fig. 16 B, 17 B-D). En la mitad de las especies (4 de 8), los tricomas glandulares se encontraron exclusivamente entre las líneas estigmáticas. En 2 de las 8 especies estudiadas se encontraron entre las líneas estigmáticas y algunos en la base de los apéndices estériles, y en las otras dos especies la mayoría de los tricomas se ubicaron sobre los apéndices estériles. El mismo patrón se observó a lo largo de todos los estadios florales estudiados.

En el proceso de secreción de los tricomas glandulares del estilo en *Kaunia* se identificaron cuatro fases principales: 1. Fase pre-secretora (aún no se ha formado la cámara subcuticular, fig. 18 A); 2. Fase secretora, en la cual se encontraron varios grados de desarrollo de la cámara subcuticular (figs. 18 B y C); 3. Fase post-secretora temprana (la cámara subcuticular está totalmente expandida y las células basales comenzando la senescencia, fig. 18 D); 4. Fase post-secretora (la cámara subcuticular, entera o rota, está totalmente expandida y las células del cuerpo del tricoma enteramente degradadas, fig. 18 E).

En el rango entre pequeños pimpollos a flores completamente maduras, cuatro estadios resultaron representativos de los principales pasos en el ciclo floral de *Kaunia* (estadios 0 a 4; tabla 2; Fig. 19) y fueron tomados como referencia para correlacionar con las fases de secreción de los tricomas glandulares. Los cuatro estadios fueron definidos basados en caracteres de corola, antera y estilo y según el desarrollo y ubicación del polen (ver tabla 1). Se encontró que para todas las especies, en el estadio floral 0, la mayoría de los tricomas glandulares ya poseen su cámara subcuticular cubriendo totalmente las dos células apicales. Normalmente, las células basales de los tricomas glandulares encontrados en el estadio floral 0 comenzaron su senescencia (fase 3 de la secreción) o presentaron la cámara subcuticular (entera o rota) totalmente cubriendo el ápice del pelo pero sus células basales se encontraron enteramente degradadas (fase 4 de la secreción).

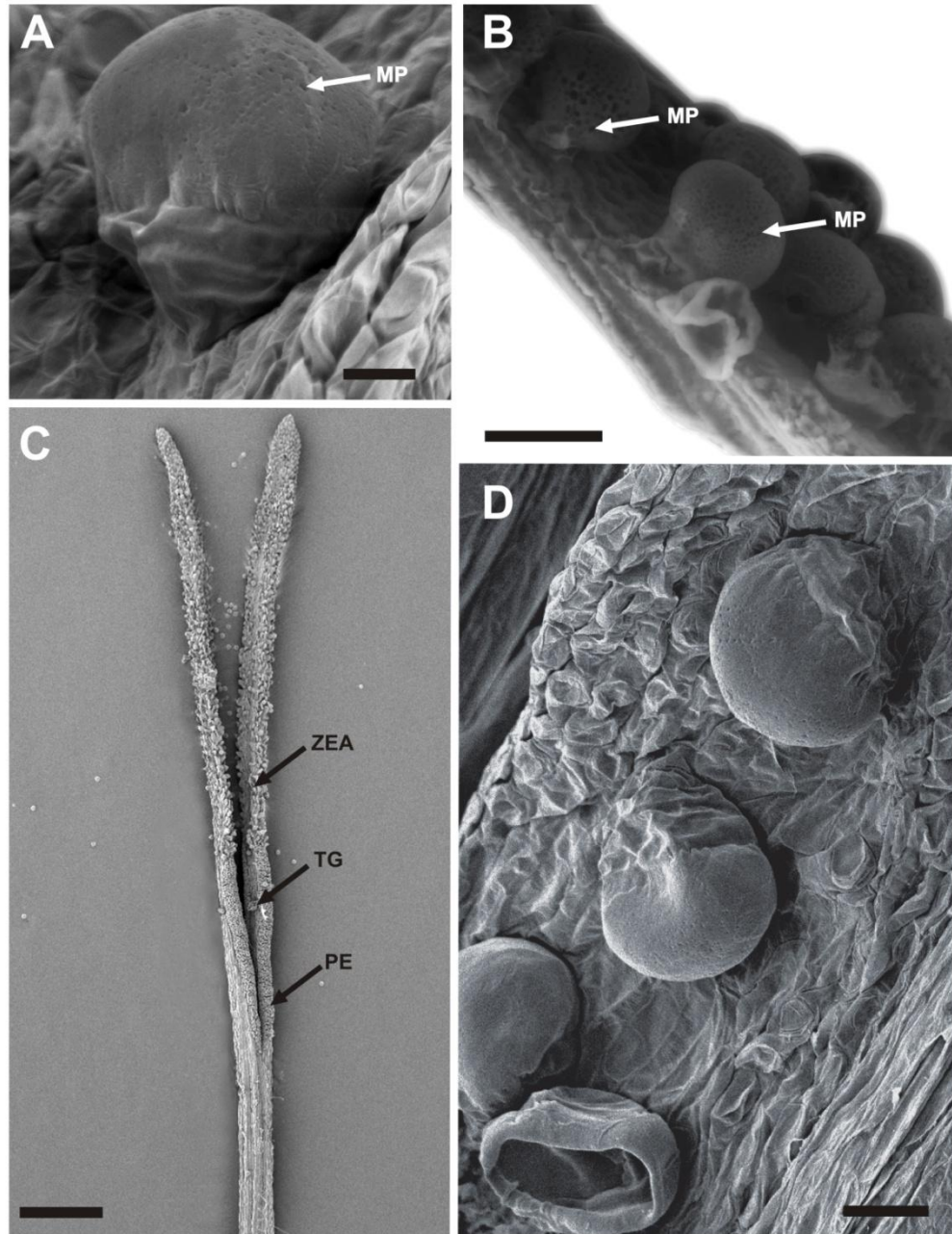


Figura 17. Imágenes de MEB y MEBA de la morfología y localización de los tricomas glandulares del estilo. A. Imagen de MEB de un tricoma glandular mostrando la cámara subcuticular globosa; microporo (MP). B. Imagen de MEBA de los tricomas glandulares; microporos (MP). C. Imagen de MEB del estilo, mostrando un tricoma glandular (TG), las papilas estigmáticas (PE) y la zona estéril del apéndice (ZEA). D. Imagen de MEB de la cara ventral de la rama del estilo mostrando tricomas glandulares entre las líneas estigmáticas. Fotografías: A-D= *K. longipetiolata*, Peyton 1144 (F); Escalas: A = 10 μm , B = 50 μm , C = 250 μm y D = 20 μm .

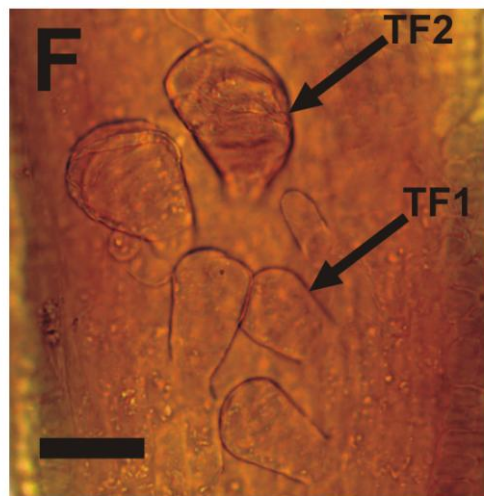
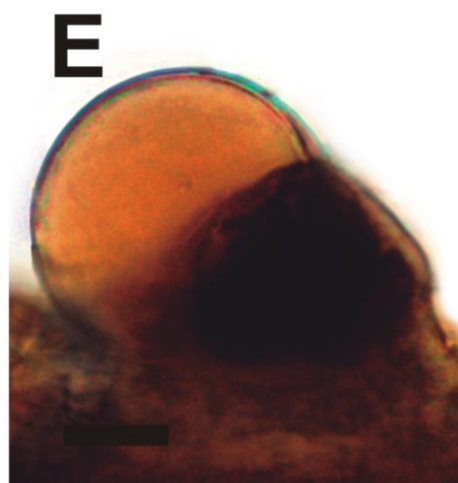
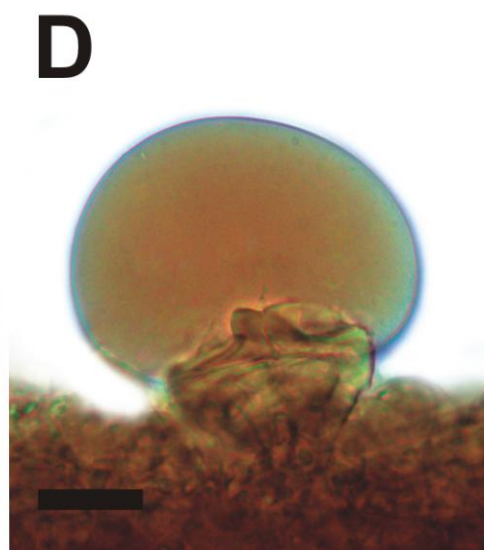
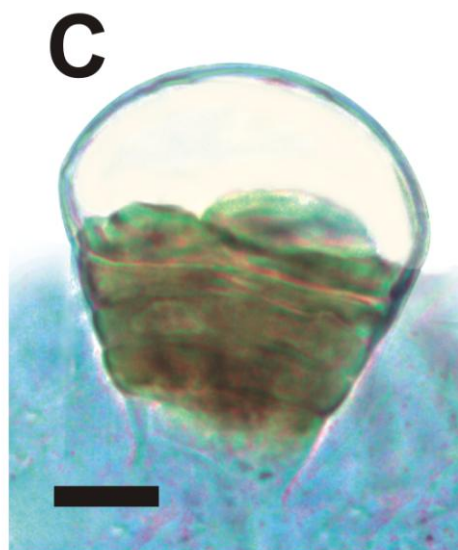
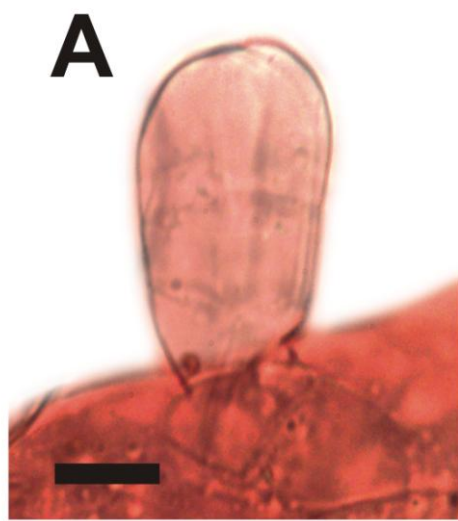


Figura 18. Fases secretoras de los tricomas glandulares del estilo en *Kaunia*. A, Tricoma en fase Pre-secretora, las células basales con contenido claro, cámara subcuticular ausente. B y C, Tricomas en fase Secretora mostrando distintos grados de desarrollo de la cámara subcuticular. D, Tricoma en fase Post-secretora temprana, mostrando células basales al principio del colapsamiento y la cámara subcuticular totalmente expandida. E, Tricoma en fase Post-secretora mostrando la cámara subcuticular totalmente expandida y las células basales totalmente colapsadas. F, Estilo del estadio floral 0 mostrando tricomas en fase 1 (Pre-secretora) y 2 (Secretora); tricoma en fase 1 (TF1), tricoma en fase 2 (TF2). Fotografías: A-F= *K. longipetiolata*, B Peyton 1144 (F). Escalas: A = 8 μm , B = 10 μm , C = 12 μm , D = 15 μm , E = 14 μm , F = 24 μm .

Estadio floral	Corola	Tecas de la antera	Polen	Estilo
Estadio 0	Cerrada	Cerradas	Encerrado en las tecas	Encerrado en la corola
Estadio 1	Cerrada	Abiertas	Encerrado en la cavidad sinantera	Encerrado en la corola
Estadio 2	Abierta	Abiertas	Liberado	Parcialmente exerto (1-2 mm)
Estadio 3	Abierta	Abiertas	Liberado	Completamente exerto

Tabla 2. Estados florales tomados como referencia para correlacionar con las fases secretoras de los tricomas glandulares del estilo.

Esporádicamente (en *K. longipetiolata* y *K. rufescens*), se encontraron tricomas glandulares en fase 1 y 2 en el estadio floral 0 (fig. 18 F), junto con otros tricomas en fases 3 y 4. La tabla 3 resume los resultados de las observaciones bajo microscopio óptico por especie.

Compuestos encontrados en los pelos glandulares del estilo

Los productos de secreción de los tricomas glandulares del estilo mostraron una respuesta positiva al test realizado para detectar lactonas sesquiterpénicas (Fig. 20) en las dos especies testeadas. Dependiendo de la fase de secreción del tricoma, respondieron positivamente solo las células basales o éstas células y el contenido de la cámara

subcuticular. Usualmente, la cámara subcuticular mostró una reacción positiva más fuerte que las células basales.

Especie	Estadio floral	Fase tricoma	Posición	Número por rama del estilo
<i>K. camataquiensis</i>	0 1-3	3 4	Mayoría en ZEA	7-14
<i>K. endyta</i>	0 1-3	3 y 4 4	ZEI	1-3
<i>K. eucosmoides</i>	0 1-3	3 y 4 4	ZEI	2-9
<i>K. gynoxymorpha</i>	0-3	AUS	AUS	AUS
<i>K. ignorata</i>	3	4	ZEI y ZEA	13
<i>K. lasiophthalma</i>	0 1-3	3 4	ZEI	2-4
<i>K. longipetiolata</i>	0 1-3	1-4 4	ZEI y base de ZEA	5-25
<i>K. pachanoi</i>	0 1-3	3 y 4 4	ZEI	2-10
<i>K. rufescens</i>	0 1-3	2 y 3 3 y 4	ZEI y base de ZEA	2-4
<i>K. saltensis</i>	0-3	AUS	AUS	AUS

Tabla 4. Resultado de las observaciones bajo microscopio óptico de los tricomas glandulares del estilo por especie. ZEI: Zona estigmática interna; ZEA: Zona estéril apical, AUS: Tricomas glandulares ausentes.

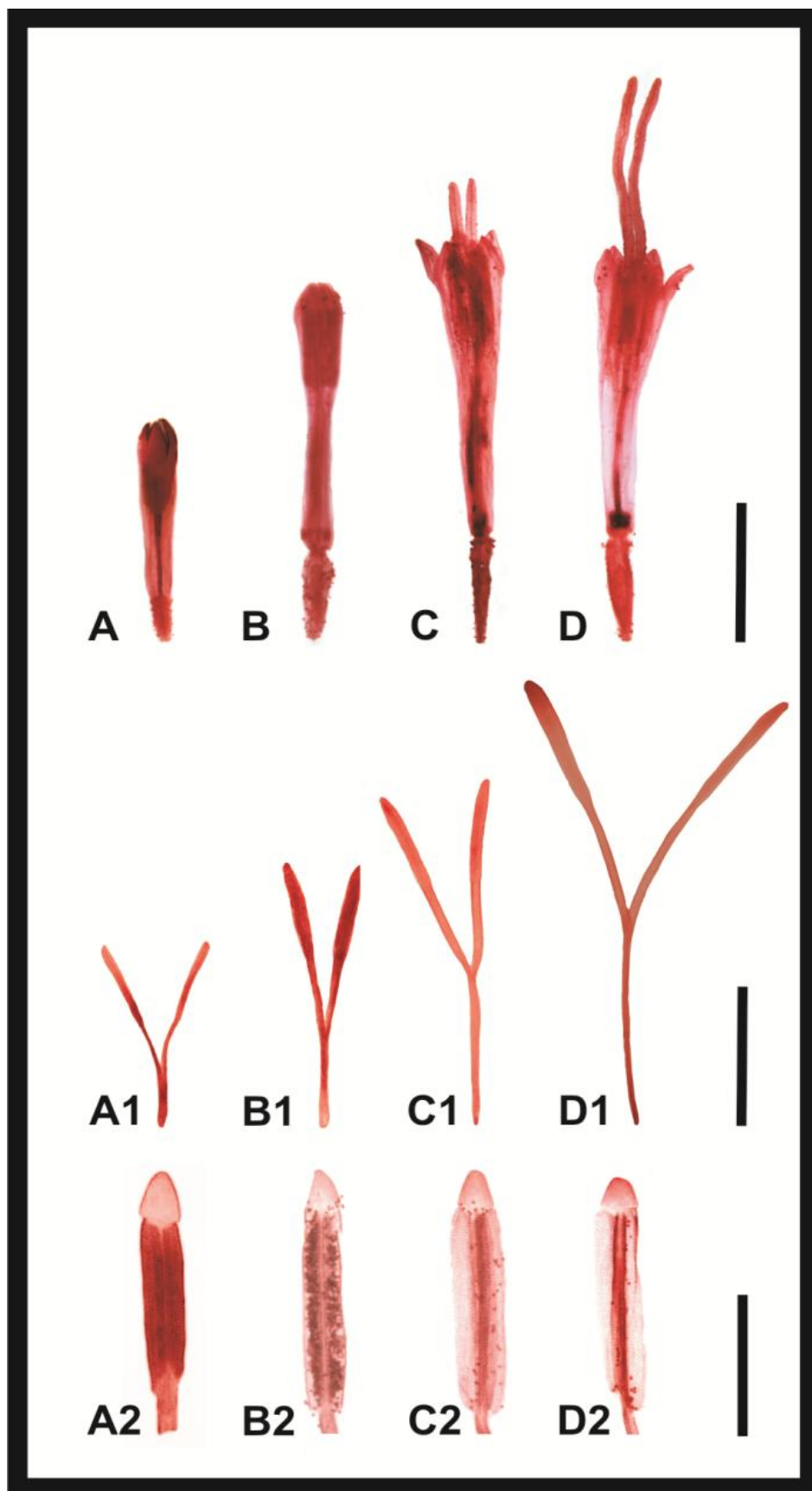


Figura 19. Estadios florales tomados como referencia para correlacionar con las fases de los tricomas glandulares del estilo. A-A2, Estadio floral 0, mostrando la corola cerrada (estilo encerrado), estilo desarrollándose y tecas enteras; el polen encerrado dentro de las tecas. B-B2, Estadio floral 1, mostrando la corola cerrada (estilo encerrado), estilo desarrollándose y anteras con las tecas abiertas; el polen parcialmente liberado. C-C2, Estadio floral 2, mostrando la corola abierta, estilo desarrollándose y parcialmente exerto (1-2 mm) y anteras con tecas abiertas; el polen parcialmente liberado. D-D2, Estadio floral 3, mostrando la corola abierta, estilos completamente desarrollados y exertos, anteras con tecas abiertas, casi vacías. Las corolas, estilos y anteras se muestran teñidas en sanfranina. Escalas: A, B, C, D, A1, B1, C1, D1 = 2,5 mm; A2, B2, C2, D2 = 9,5 mm.

Análisis de autofluorescencia.

La aplicación de varios métodos en microscopía como microscopía de fluorescencia, microespectrofluorimetría y microscopía confocal, ha sido considerada como un enfoque para estudiar la autofluorescencia de células vegetales vivas. La autofluorescencia de las células secretoras está condicionada por la composición química de sus secreciones (Roshchina, 2003). El valor de la autofluorescencia, particularmente de las células secretoras, como biosensor y bioindicador de varios tipos de diagnóstico (desde monitoreo celular del ambiente al estudio del desarrollo celular) ha sido demostrado por diferentes autores (Roshchina, 2003; Göpfert, 2005, 2009). A diferencia de las células no secretoras, las secreciones de las células secretoras presentan peculiaridades visibles, que difieren en color e intensidad, y que se observan muy bien desde sus espectros de fluorescencia (alrededor del 90% de la emisión de la célula secretora es debida a su secreción) (Roshchina, 2003).

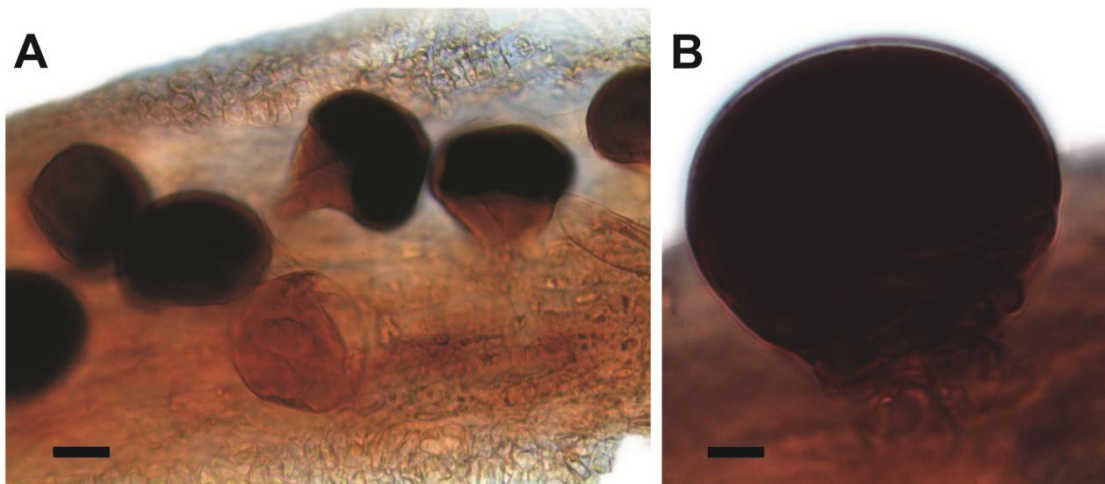


Figura 20. Test histoquímico para detectar lactonas sesquiterpénicas en tricomas glandulares del estilo en *Kaunia* (imágenes de Microscopio óptico). El color rojo oscuro indica una tinción positiva al ácido sulfúrico. A, Cara ventral de la rama del estilo con tricomas teñidos. B, Tricoma glandular mostrando las células basales y la cámara subcuticular teñidos. Fotografías: *K. longipetiolata*, Peyton 1144 (F). Escalas: A = 18 μm , B = 8 μm .

En los tricomas glandulares de los estilos de *Kaunia*, se observó una variación de la respuesta con la madurez del tricoma. En tricomas en fase Post-secretora temprana (Fase 3), se pudo observar una fluorescencia predominantemente roja y verde (Fig. 21 A, B, D y E). La fluorescencia rojo-anaranjada, ha sido interpretada ya sea como clorofila (Wolfbeis, 1985) o como azulenos (Roschina et al., 1995), que son derivados de lactonas sesquiterpénicas. En el caso de los tricomas glandulares del estilo, el color rojo-anaranjado podría interpretarse como azulenos, que se han encontrado en tricomas glandulares, entre otras estructuras, de algunas Asteraceae (*Artemisia*, *Matricaria*; Roschina, 2003). La presencia de estos compuestos en *Kaunia* deberá ser confirmada con análisis histoquímicos específicos. Experimentos con hojas y flores de algunas especies de Asteraceae, que contenían lactonas sesquiterpénicas mostraron un incremento en la fluorescencia verde de sus células durante el desarrollo (Roschina et al., 1998; Roschina y Melnikova, 1999). Incluso, se ha observado un aumento progresivo de la fluorescencia verde en las células secretoras que mostrarían un incremento progresivo en la secreción (Roschina, 2003).

Por otro lado, en estadios más senescentes, se observó una fluorescencia azul (Fig. 21. C y E) la cual podría relacionarse a la presencia de compuestos fenólicos (Roschina, 2003) tales como flavonoides. Si bien las paredes celulares de los pelos glandulares de *Kaunia* emiten una autofluorescencia débil, ésta se debería a la inclusión de residuos fenólicos sobre las mismas (Roschina, 2003).

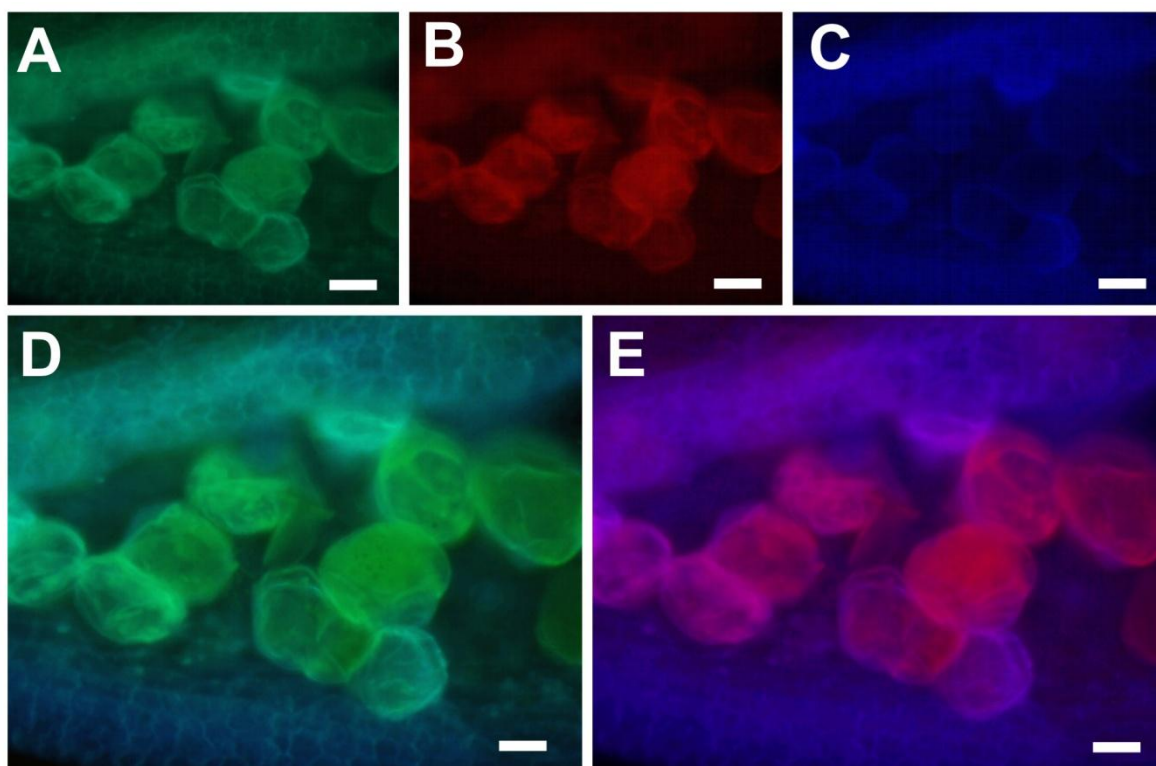


Figura 21. Tricomas glandulares del estilo bajo excitación UV. A, Autofluorescencia verde. B, Autofluorescencia roja. C, Autofluorescencia azul. D, Combinación del verde y azul. E, Combinación del rojo y azul. Fotografías: A-E= *K. longipetiolata*, Peyton 1144 (F). Escalas: A, B y C = 40 μm , D y E= 18 μm .

Valor taxonómico de los tricomas glandulares en el estilo.

Los tricomas glandulares encontrados en los estilos de *Kaunia* corresponden al tipo morfológico "globular" definido por Ciccarelli et al. (2007), el cual es común en la familia Asteraceae. Aparentemente, la disrupción de la cutícula que rodea a la cámara permite la liberación de la secreción como ocurre en los tricomas glandulares de otros miembros de la

familia Asteraceae (Andreucci et al., 2008; Plos et al., 2011). Las estructuras en la cutícula, interpretadas en este estudio como microporos, fueron observadas en los tricomas glandulares de estilo en *Kaunia* con dos tipos distintos de preparación del material (para MEB y MEBA). La presencia de microporos en la superficie de la cutícula de los tricomas glandulares ha sido reportada en otras Asteraceae como el género *Inula* L. (Werker y Fahn, 1981), pero su presencia es inusual en esta familia y se requieren estudios más detallados para conocer su función en *Kaunia*.

De acuerdo a este estudio, la mayoría de los tricomas se encontraron entre las líneas estigmáticas y, en unos pocos casos, en la base de los apéndices estériles o a lo largo de los mismos. La posición de los tricomas glandulares de los estilos (es decir entre las líneas estigmáticas o en la zona estéril de las ramas) mostró ser útil para la identificación de especies en *Kaunia*. Hasta el presente, los tricomas glandulares del estilo han sido detectados en pocos géneros de Eupatorieae. Por ejemplo, han sido encontrados en *Sartorina* R. M. King y H. Rob. (Fleischmanninae), cuyas glándulas se encuentran en el eje del estilo, en *Stylotrichium* Mattf. (Gyptidinae) y en algunas especies de *Mikania* Willd. (Mikaniinae), las cuales presentan glándulas en la superficie dorsal de las ramas del estilo y en *Neohintonia* R. M. King y H. Rob. (Critoniinae) y *Decachaeta* DC. (Hebecliniinae), las cuales presentan glándulas en la superficie ventral de las ramas del estilo (King y Robinson, 1987). Aunque no ha sido muy estudiado en todos los géneros, la presencia de tricomas glandulares en el estilo aparece dispersamente en distintas subtribus. Aparentemente, la presencia de estos tricomas, en general, y su presencia en la superficie ventral de las ramas del estilo, en particular, habría surgido independientemente y probablemente en paralelo durante la evolución de las Eupatorieae. Por lo tanto, la presencia de tricomas glandulares en los estilos podría ser valiosa a nivel de género, aunque su valor para definir grupos monofiléticos debe ser cuidadosamente estudiado en un contexto de tribu.

Relación entre fases secretoras, naturaleza de la secreción de los tricomas y estadios florales.

En las Asteraceae, pocos estudios han relacionado las fases de secreción de los tricomas glandulares a los estadios de desarrollo de la flor (Ferreira y Janick 1995; Göpfert et al., 2005; 2009). Durante el desarrollo de este estudio, se tomaron en cuenta cuatro

estadios florales principales del ciclo floral entero para correlacionar mediante evidencia indirecta con las fases secretoras de los tricomas. Los tricomas glandulares fueron encontrados en distintos estadios florales, desde pequeños pimpollos (estadio floral 0) hasta en flores completamente maduras (con corolas abiertas y estilos exertos en su totalidad, estadio floral 4). A diferencia de los resultados obtenidos por Göpfert et al. (2005), en este análisis se encontraron tricomas en diferentes fases de secreción (1, 2 y 3) en estilos de flores en estadio floral 0. Esto indicaría que los tricomas glandulares se encontrarían en fase secretora e incluso post-secretora temprana antes de que las flores se encuentren en la fase femenina y, en algunos casos, antes de que comience la fase masculina y con la corola cerrada. Estos resultados coinciden con otros estudios en los cuales la secreción de los tricomas fue liberada completamente antes de la apertura de la corola (Göpfert et al., 2005; 2009).

Con respecto a la naturaleza de la secreción, los resultados obtenidos mostraron una reacción para la presencia de lactonas sesquiterpénicas en los tricomas glandulares del estilo. Göpfert et al. (2005) han indicado previamente que en *Helianthus annuus* L., las lactonas sesquiterpénicas fueron secretadas durante todo el estadio secretor de los tricomas glandulares. Luego de éste periodo, los autores detectaron la presencia de flavonoides basándose en la observación de la cámara subcuticular de los mismos y el color del producto de secreción bajo fluorescencia. También se han reportado secreciones de distintos productos en distintos estadios florales de tricomas glandulares en *Inula* (Werker y Fahn, 1981), aunque un proceso similar en *Kaunia* debería ser confirmado con estudios más específicos.

La presencia de lactonas sesquiterpénicas en los tricomas glandulares del estilo de *Kaunia* no es tan sorprendente ya que estos compuestos, específicamente los Guaianólidos y Germacranólidos (Bohlmann et al., 1981; Maldonado et al., 2014a), han sido previamente detectados en este género (Bohlmann et al., 1981; De Gutierrez et al., 1990; Rücker et al., 1997). Además, se ha demostrado que algunos de estos compuestos presentan actividad anticancerígena en condiciones in vitro (Rücker et al. 2001; Maldonado et al. 2014a). Detalles acerca de los compuestos químicos aislados en *Kaunia* son provistos en el capítulo VII.

Kelsey y Shafizadeh (1980) plantean que los terpenoides localizados en superficies vegetales como tricomas glandulares podrían representar una barrera inmediata a los pequeños herbívoros deteniendo la predación antes de que ocurra un daño mayor. La presencia de tricomas glandulares en fase secretora observados en estadios florales muy tempranos de *Kaunia*, junto a la presencia de lactonas sesquiterpénicas encontradas en estas glándulas, sugieren un rol de protección en los estilos en desarrollo de las flores inmaduras.

h. Cipselas

Las cipselas son generalmente cilíndricas a obovado-fusiformes y siempre presentan cinco costillas bien marcadas, al igual que la mayoría de los grupos de la tribu (aunque algunos géneros presentan hasta diez costillas; King y Robinson, 1987). Pueden ser estipitadas o subestipitadas y simétricas o subasimétricas (Fig. 22 A y C).

El color de las cipselas suele ser de color negro o marrón muy oscuro, debido a la presencia de una capa carbonizada en la pared de las mismas, presentes en todas las Eupatorieae, así como en las Heliantheae y muchas Helenieae (Bremer, 1994).

En *Kaunia*, el carpopodio puede estar o no diferenciado. Las células del carpopodio en *Kaunia* son pequeñas y subcuadradas. Algunas especies presentan 2 -5 hileras de células basales con paredes engrosadas en el mismo (Fig. 23 A y B; Fig. 22 H e I). El carpopodio representa, en parte, la zona de abscisión en la base de la cipsela, y presenta una gran variedad de características en las Eupatorieae (King y Robinson, 1987).

En cuanto a la pubescencia, las cipselas de la mayoría de las especies son glandulosas con tricomas glandulares biseriados vesiculares subtipo β que se encuentran sobre toda la superficie de la cipsela (Fig. 22 B y E). También presentan tricomas gemelos que se encuentran usualmente restringidos a las costillas y a la base de la cipsela (Fig. 22 D y H). Los tricomas gemelos presentan sus células septadas en número variable (Fig. 23 C y D). Tricomas gemelos con diferente número de células (6-celulares, 3-celulares, 2-celulares) han sido descriptos también en otros grupos de Asteraceae (Sancho y Katinas, 2002).

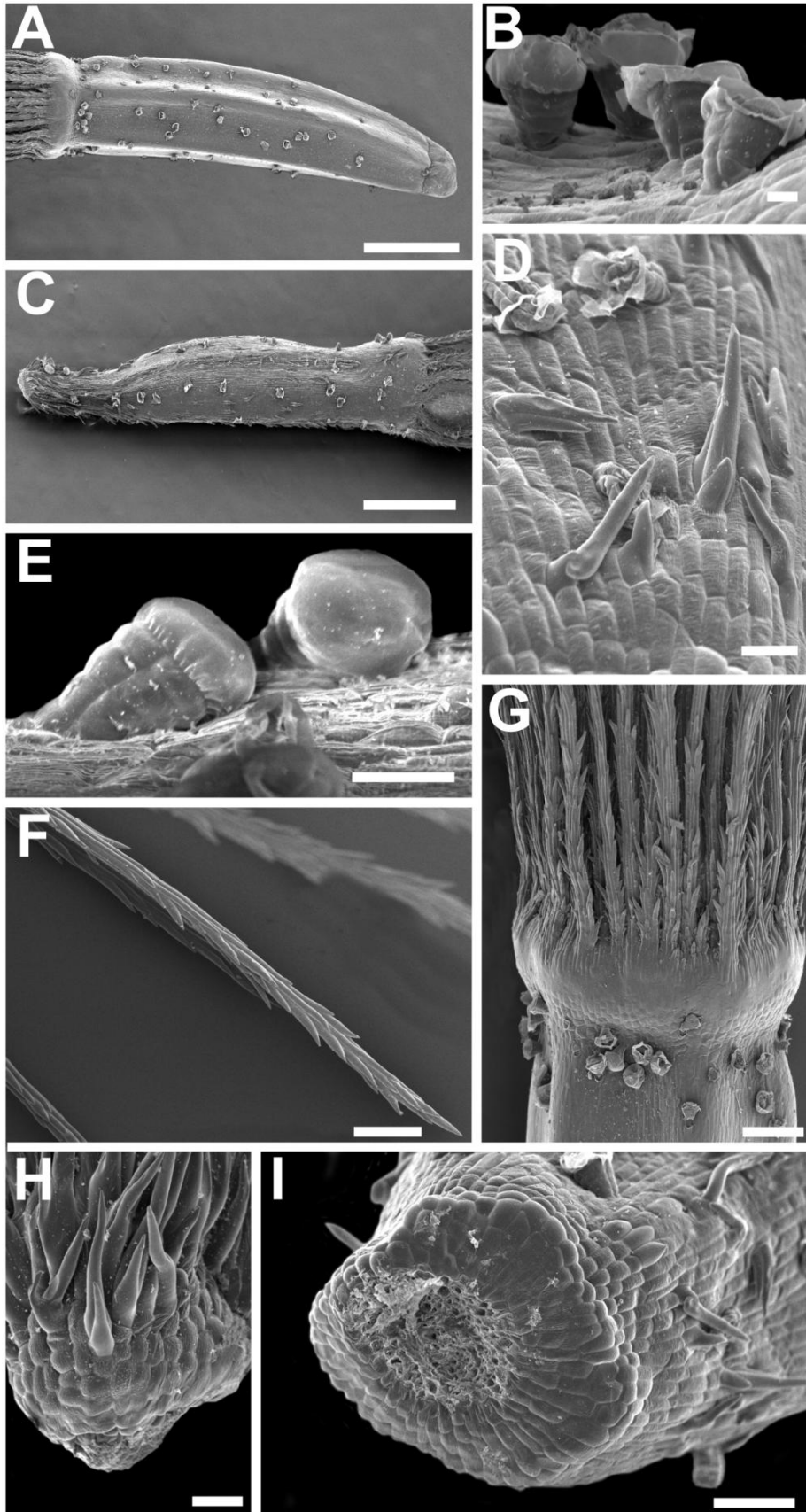


Figura 22. Fotografías de MEB de cipselas y papus de *Kaunia*. A, Aspecto general cipsela. B y E, Tricomas glandulares biseriados vesiculares subtipo β . C, Aspecto general cipsela estipitada. D, Tricomas gemelos de la cipsela. F, Aspecto general cerda de papus. G, Detalle de anillo basal fino del papus. H, Detalle del carpopodio, vista lateral. I, Detalle del carpopodio vista basal. Fotografías: A, B, G y F= *K. lasiophthalma*, Viera Barreto et al 54 (LP); D, E y I= *K. camataquiensis*, Viera Barreto et al. 44 (LP); H= *K. saltensis*, Viera Barreto et al. 49 (LP). Escalas: A y B= 500 μm , C= 20 μm , D= 10 μm , E= 20 μm , F= 100 μm , G= 20 μm , H= 50 μm , I= 100 μm

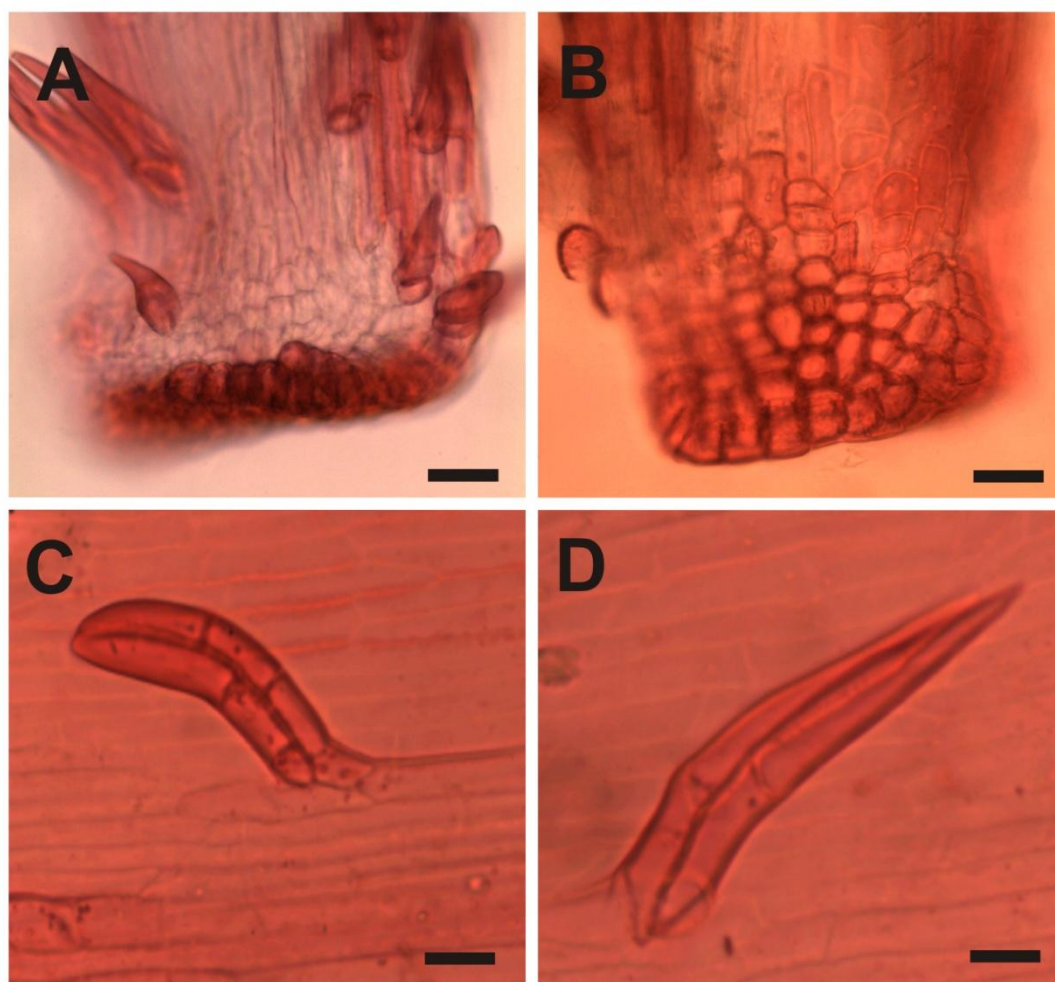


Figura 23. Detalles de las cipselas de *Kaunia*. A y B, Base de la cipsela mostrando células engrosadas del carpopodio. C y D, Tricomas gemelos con distinta cantidad de septos. Fotografías: A= *Kaunia camataquiensis*, Nee 49436 (F), B= *Kaunia rufescens*, Edwall 16336 (GH), C y D= *Kaunia saltensis*, Delucchi 1468 (LP). Escala: A y B= 25 μm , C= 18 μm , D= 15 μm .

i. Papus

Se encuentra formado por aproximadamente 20-33 cerdas barbeladas, dispuestas en una serie. Las cerdas son levemente desiguales en longitud en la misma cipsela y varía entre 2-5 mm a lo largo del género. En todas las especies se encuentran connadas en la base en un anillo, que puede estar formado por 5-25 hileras de células (Fig. 24 A y B; Fig. 22 G). El anillo basal es más notorio en *K. gynoxymorpha*, *K. endyta* y *K. eucosmoides*; y menos notorio en el resto de las especies. El ápice de las cerdas puede ser de ancho similar a la base (Fig. 22 F) o un poco más ensanchado. Las proyecciones de las células son de ápice agudo.

Dentro de las Eupatorieae, el papus formado por varias cerdas capilares dispuestas en una única serie se considera primitivo, aunque dentro de la misma tribu hay una gran variación de forma del papus (reducido a cinco o diez cerdas, con los elementos libres o fusionados formando una “corona”, completamente ausente, etc.) (King y Robinson, 1987).

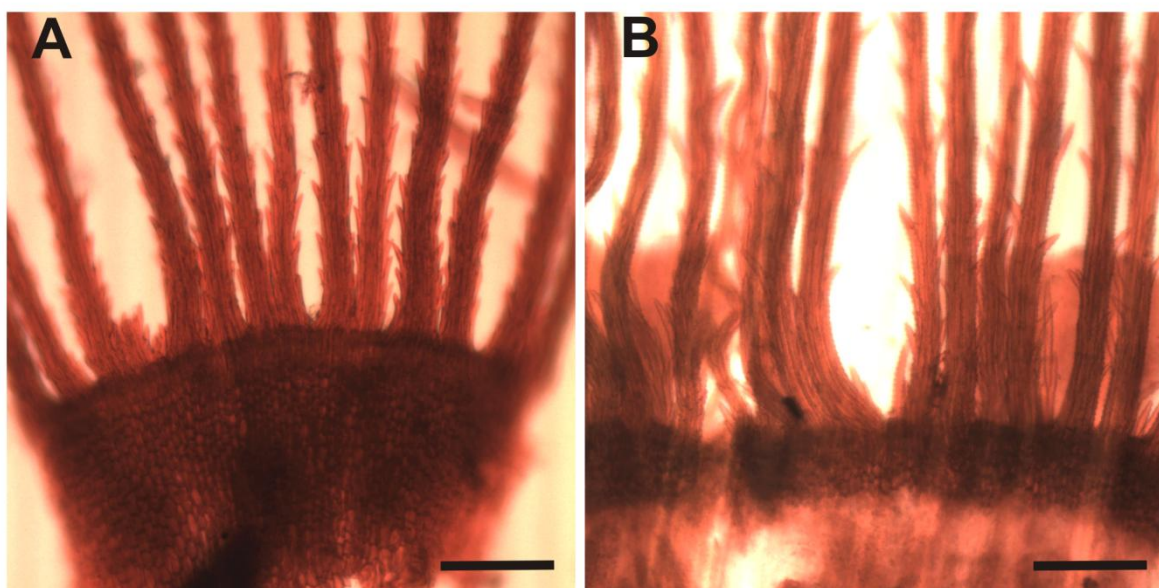


Figura 24. Detalle de papus de *Kaunia*. A, Cerdas connadas formando un anillo basal grueso (15-25 hileras de células). B, Cerdas connadas formando un anillo basal fino (5-10 hileras de células). Fotografías: A= *Kaunia endyta*, Zardini 2013, (LP), B= *Kaunia lasiophthalma*, Ruiz Leal 14356 (LP). Escalas: A y B= 100 μ m.

j. Polen

Los granos de polen de las especies de *Kaunia* son muy similares morfológicamente. Su diámetro varía entre 16-26 μm . Morfológicamente son mónades subtriangulares, con la exina equinada y tricolporados (Fig. 25).

La morfología de polen básica de las Eupatorieae es equinada, siendo casi liso en algunos géneros como *Hofmeisteria* (King y Robinson, 1987). Algunos miembros de la tribu presentan espinas notablemente cortas y esto podría asociarse a un tipo de polinización anemófila (Grashoff y Beaman, 1970; Sullivan, 1975). El tamaño del polen en promedio (18-25 μm de diámetro) parecería ser menor a la de cualquier otra tribu dentro de las Asteraceas (King y Robinson, 1987).

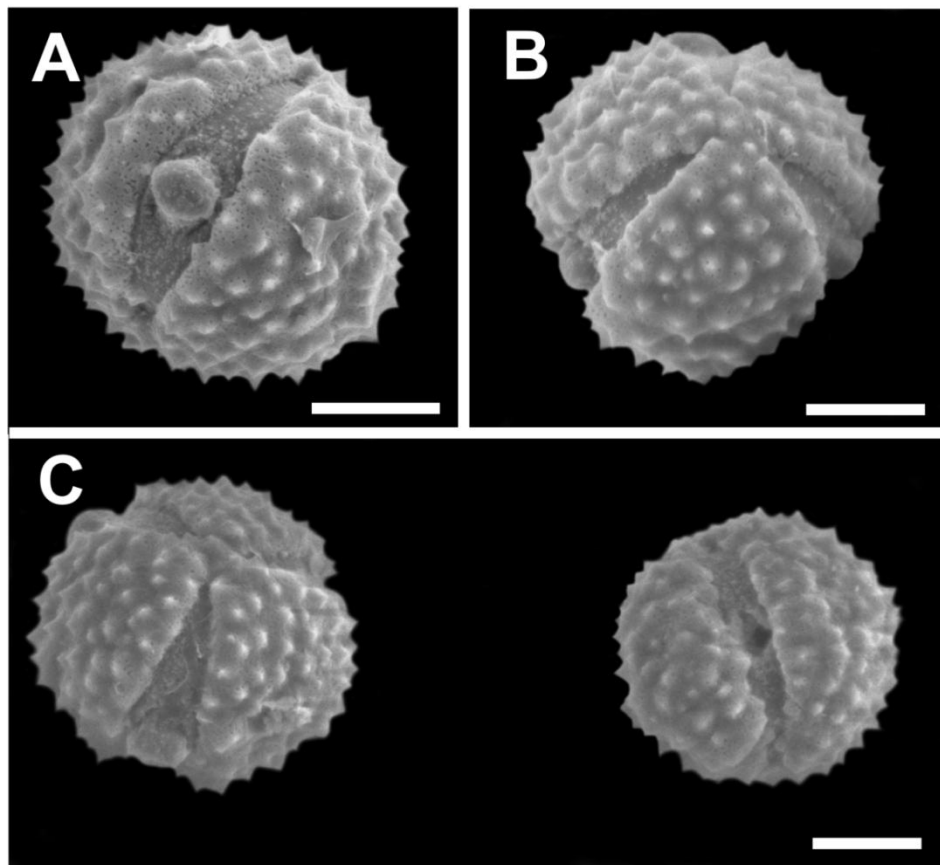


Figura 25. Fotografías de MEB de polen de *Kaunia*. Fotografías: A, B y C= *K. camataquiensis*, Viera Barreto et al. 44 (LP). Escalas: A, B y C= 5 μm .

La única especie de *Kaunia* que fue descrita a nivel palinológico es *K. rufescens* (Cardoso Pacheco Evaldt et al., 2009). Los granos de polen de esta especie son de tamaño medio, subtriangulares, oblato-esferoidales, tricolporados, con colpos medios, endoabertura elongada, exina equinada, presentando cava amplia en la región ecuatorial. La sexina mostró ser más gruesa que la nexina. El diámetro polar es de 25 μm (23-26), el diámetro ecuatorial de 30 μm (24-32), el grosor de la exina de 3,5 μm (3-4) y la ornamentación de 1 μm .

3. Conclusiones generales

La morfología de la mayoría de las estructuras de *Kaunia* se corresponde con la morfología general de la tribu Eupatoriae. Solo algunos caracteres particulares, como los tricomas glandulares en los estilos o el grueso anillo en la base del papus de algunas especies, son peculiares dentro de la tribu.

Dentro de las estructuras estudiadas, la presencia de pelos glandulares del estilo resultó de valor diagnóstico para identificar especies de *Kaunia*.

Las 14 especies presentan poca variabilidad morfológica, sobre todo en las estructuras reproductivas, lo que a veces dificulta su diferenciación. Por otra parte, durante el análisis de las estructuras, se detectó un grupo de seis especies morfológicamente más similares entre sí que con el resto, lo cual justifica el análisis estadístico morfológico que se presenta en el próximo capítulo (IV).

IV. ANÁLISIS ESTADÍSTICO DE ESPECIES MORFOLÓGICAMENTE SIMILARES

1. Introducción

Durante el análisis morfológico de las especies de *Kaunia* realizado en esta tesis, se determinó un “complejo” de seis especies morfológicamente muy similares (*K. arbuscularis*, *K. lasiophthalma*, *K. longipetiolata*, *K. rufescens*, *K. saltensis* y *K. uber*). Este complejo de especies se diferencia de las otras especies de *Kaunia* por sus hojas grandes y ampliamente ovadas o deltoideas (mientras que se encontraron más pequeñas y ovado-lanceoladas o elípticas en las otras especies). Las seis especies del “complejo”, aunque superpuesta, presentan una distribución continua desde el sur de Ecuador al norte de Argentina. En algunos trabajos anteriores (King y Robinson, 1980a; Hind, 2011) las especies de este complejo fueron reconocidas como entidades diferentes. En otros, sin embargo, algunas de las especies fueron colocadas bajo sinonimia (como *K. uber* bajo *K. longipetiolata*, en el Catálogo de las Plantas Vasculares de Bolivia, Jorgensen et al, 2010, y *K. uber* y *K. arbuscularis* bajo *K. longipetiolata* en el trabajo de Robinson y Holmes, 2008). De todas formas, la semejanza entre estas seis especies ya había sido notada previamente por otros autores (Hieronymus, 1897; Novara, 2009) (Tabla 4). Esto sugiere que los límites de las especies de *Kaunia* de este complejo son debatibles. Aunque todas las especies de *Kaunia* anteriormente pertenecieron a *Eupatorium*, hasta el presente no ha habido un estudio profundo de los límites de las especies de este nuevo género. Entre los caracteres morfológicos, es crucial determinar cuales de ellos son importantes para el reconocimiento de las especies. Por lo tanto, en esta sección se muestra el análisis estadístico de los caracteres morfológicos que potencialmente permitirían la identificación de las especies dentro de este complejo en *Kaunia*, facilitando la decisión sobre la sinonimia de algunas o todas las especies dentro del mismo.

Especies	Hábito	Forma lámina	Base lámina	Margen lámina	Largo lámina	Ancho lámina	Pubescencia lámina	Nº flores por capítulo	Pubescencia filarios	Largo corola	Color corola
<i>K. arbuscularis</i>	Sub-arbóreo ¹	-	-	-	-	-	-	23 ¹	Sin pelos glandulares ¹	-	Blanca ¹
<i>K. lasiophthalma</i>	Arbusto 1,8 m ² , 2m ² , 2-5 m ^{3,4,5}	Ovada a deltoideo-ovada ^{2,3,4,5}	Redondeada a deltoidea ^{4,5} cuneada ³	Aserrado, entero en base y ápice ^{2,3,4,5}	6-10 cm ¹ , 6-17 cm ^{4,5}	4,5-10 cm ^{4,5}	Abaxial pubescente en axilas de venas ¹ , Glabrescente, glandular ³ , glabra adaxial y abaxial o finamente pubescente en venas ⁴ , tomentosa en venas, raro glabra o subglabra con glándulas abaxial ⁵	10-12 ^{1,2} , 12-20 ^{4,5}	Tomentulos ^{1,2} , glanduloso ³ , finamente pubescente ⁴	4-5 mm ^{1,4,5}	Rojiza-purpura ^{1,2} , rosada ³ , blanca o rosada ⁴ , rosa claro o blancuzca ⁵
<i>K. longipetiolata</i>	Arbusto ramoso, 2-2,5 m ¹	Deltoideo - ovada ^{1,7}	Ampliamente cuneada a subtruncada ⁷ , ampliamente redondeada ¹	Crenado-aserrado excepto cerca del ápice ^{1,7}	5-8 cm ⁷	2-4 cm ⁷	Adaxial puberulenta, abaxial grisáceo-tomentulosa ¹	16-24 ¹	Puberulento, tomentuloso (y glanduloso) ¹	4-5 mm ¹	Purpura ¹
<i>K. rufescens</i>	Arbusto 1,5-3 m ⁸ o pequeños árboles 3-4 m ⁶	Ovada ^{1,6,8,9}	Subatenuada ⁹ , obtusa a redondeada ¹ , deltoidea ^{6,8}	Subentero ⁹ , entero, ondulado, o 1-2-dentado de cada lado ¹ , crenado o groseramente dentado ⁸ , levemente aserrado	10-15 cm ^{1,6,8}	10-15 cm ¹ , 6-11 cm ⁸ , 7-10 cm ⁶	Adaxial glabra, abaxial velutino-hirsuta ⁹ , abaxial glandulosa y pubescente ^{6,8}	20-25 ^{1,6,8,9}	Finamente pubescente ^{1,6,8,9}	3,5 - 4 mm ⁶ , 5-6 mm ⁸	Purpura ¹ , blancuzca o rosada-blancuzca ⁸ , blanca o lila ⁶
<i>K. saltensis</i>	Arbusto 2-3 (5)m ^{4,5}	Ovada ^{4,5,10}	Cuneada a sub-redondeada ¹⁰ , redondeada ⁴ , cordada ³	Aserrado ^{4,5,10}	6-10 cm ⁴ , (1,8-)3-8,5 (-10) cm ⁵	2,5-6,5 cm ⁴ , (1,2-)2-5 (-6,5) cm ⁵	Glabra ^{4,5,10}	14-15 ¹⁰ , 14-22 ⁴ , (12-)15-20-(-25) ⁵	Finamente pubescente o glabro ¹⁰ , glabro ⁴	4 mm ¹⁰ , 3,5 mm ⁴ , 3,5-4,5 mm ⁵	Lila ^{4,5}
<i>K. uber</i>	Arbusto robusto, 4 m ¹	Deltoideo -ovada ¹	Abruptamente angostada a subcuneada ¹	Levemente ondulado-denticulado o casi entero ¹	16-19 cm ¹	6-9 cm ¹	Adaxial glabra, abaxial levemente puberulenta o levemente tomentulosa ¹	13 ¹	Glanduloso ¹	5 mm ¹	Blanca ¹

Tabla 4. Caracteres diagnósticos, tal como fueron indicados por autores previos, de cada una de las seis especies de *Kaunia* aquí analizadas. Los números en superíndice indican la referencia de autor (**1:** Robinson, B.L. 1920b, **2:** Grisebach, A. H. R. 1874, **3:** Ariza Espinar, L. 1994, **4:** Cabrera, A. L. 1978, **5:** Novara, L. J. 2009, **6:** Cabrera, A. L. y Klein, R. M. 1989, **7:** Rusby, H. 1893, **8:** Vega, A. J. y Dematteis, M. 2008, **9:** De Candolle, A. P. 1836, **10:** Hieronymus, G. 1897)

2. Materiales y Métodos

Un total de 229 especímenes de herbario del total de ca. 300 utilizados para este trabajo de tesis, pertenecientes a CORD, CTES, F, GH, LP, LPB, MO y NY fueron examinados específicamente para este estudio, de los cuales 75 fueron seleccionados y medidos para su inclusión en el análisis estadístico. Se investigaron 31 caracteres, tanto vegetativos como florales, incluidos aquellos considerados como confiables para la identificación de especies y aquellos que han sido considerados como diagnósticos en *Kaunia* (Ariza Espinar, 1994; Cabrera, 1978; Cabrera y Klein, 1989; De Candolle, 1836; Grisebach, 1874; Hieronymus, 1897; Novara, 2009; Robinson, 1920; Rusby, 1893; Vega y Dematteis, 2008; Tabla 4). Los caracteres invariantes y casi no variables fueron excluidos del análisis. En el análisis final fueron utilizados 27 caracteres del total inicial (Tabla 5).

Cuando la disponibilidad de los especímenes lo permitió, se obtuvieron 3 réplicas de cada carácter por espécimen y el promedio se utilizó en los análisis estadísticos.

Los análisis estadísticos se realizaron con los programas PAST v. 3.06 (Hammer et al. 2001) y XLSTAT versión 2015.2.01 (Addinsoft, Paris, Francia).

Las variables se estandarizaron a priori para todos los análisis con la transformación \log_{10} , y el valor de los caracteres fue transformado con la adición de un valor constante de 1 para asegurar el valor positivo de todos los caracteres.

La variación morfológica dentro y entre los taxa fue evaluada primero usando estadísticos univariados (media, desvío estándar, varianza) y luego mediante análisis multivariados morfométricos (Análisis de Componentes Principales y Análisis Discriminante).

Para explorar la correlación entre los caracteres se generó una matriz de correlación de pares de Pearson. Un carácter de cada par con un valor de correlación > 0.6 fue excluido. Para todos los análisis se usó una matriz final con 16 caracteres.

Se realizó un Análisis de Componentes Principales (PCA) para describir el patrón multivariado de la variabilidad morfológica entre las especies relacionadas y para identificar los caracteres que más contribuyen a la variabilidad entre las observaciones. El PCA estuvo basado en una matriz de varianza-covarianza y los resultados fueron mostrados en un diagrama de dos dimensiones.

El Análisis Discriminante (AD) de las variables morfológicas cuantitativas se realizó para determinar las diferencias estadísticamente significativas entre los grupos a priori (las seis especies de *Kaunia*). El AD es un método empleado en estudios taxonómicos debido a que es una forma efectiva de evaluar las diferencias entre los grupos y el descubrimiento de caracteres distintivos adicionales (Pimentel, 1979). Se realizaron tres test (lambda de Wilk, la traza de Pillai y la traza Hotelling-Lawley) para evaluar la igualdad de los centroides basados en las distancias de Mahalanobis entre las coordenadas del hiperespacio N-dimensional y los estadísticos F en las distancias (Cook et al. 2009). Finalmente, dos métodos de clasificación fueron llevado a cabo para asignar los especímenes individuales a los grupos a posteriori: el método lineal y el de Jackknife. El método de Jackknife fue usado debido a que es mas estricto que el método lineal (Cook et al. 2009). Los resultados de estos análisis permitirán determinar el rango para los grupos de especímenes estadísticamente distintos.

Los análisis preliminares (PCA) mostraron que todos los especímenes de *Kaunia saltensis* formaron un grupo ampliamente separado del resto de los especímenes (Fig. 26 A). Para explorar más profundamente la distinción entre las otras especies se excluyó a los especímenes de *K. saltensis* para una segunda tanda de análisis. Cuando se excluyó a *K. saltensis*, dos caracteres se volvieron invariables (13 y 18), por lo que fueron excluidos de la matriz de datos. Por lo tanto, la segunda tanda de análisis se realizó basada en 60 especímenes y 14 caracteres finales.

Tabla 5. Tabla de caracteres medidos para el análisis morfológico de *K. arbuscularis*, *K. lasiophthalma*, *K. longipetiolata*, *K. rufescens*, *K. saltensis* y *K. uber*. Los caracteres marcados con numeral (#) no fueron incluidos en los análisis debido a que se obtuvieron escasas medidas de los mismos. Los caracteres marcados con asterisco (*) no fueron incluidos en el análisis debido a que estaban correlacionados con otros caracteres. Los caracteres con símbolo (+) no fueron incluidos en el análisis debido a que dejaron de ser informativos cuando se excluyó a *K. saltensis* del análisis.

Caracter	Descripción
1 #	Largo de entrenudo: medido a 15 cm de la base de la inflorescencia (cm)
2 #	Largo de entrenudo: medido en la base de la inflorescencia (cm)
3 #	Largo de pecíolo: medido en hojas a 15 cm de la base de la inflorescencia (cm)
4 #	Largo de pecíolo: medido en hojas en la base de la inflorescencia (cm)
5	Largo de los dientes del margen de la lámina: medido en diente ecuatorial (mm)
6	Ancho de diente del margen de la lámina: medido en un diente ecuatorial (mm)
7	Número de dientes del margen de la lámina/largo de la lámina (cm)
8	Número de dientes del margen de la lámina (tercio distal)/ largo de la lámina (cm)
9	Número de dientes del margen de la lámina (tercio medio) / largo de la lámina (cm)
10	Número de dientes del margen de la lámina (tercio proximal)/ largo de la lámina (cm)
11	Largo de la vena media: medido entre la base de la lámina y el punto de divergencia del primer par de venas secundarias (mm)
12	Largo de la vena media: medido entre los puntos de divergencia del primer y segundo par de venas secundarias (mm)
13 +	Ancho de vena media / Ancho de mesofilo: medido en sección transversal
14	Ancho de la lámina: medido en el punto más ancho /Largo de la lámina (cm)
15	Largo de la lámina: medido desde la base hasta el punto donde la lámina es más ancha (cm)
16 *	Ancho máximo de la lámina (tercio distal) (cm)
17	Área cubierta por pelos simples en la superficie abaxial de la lámina (%): observada en lupa (aumento 4x)
18 +	Presencia de pelos glandulares en la superficie abaxial de la lámina

19	Área cubierta por pelos simples en la superficie adaxial de la lámina (%): observada en lupa (aumento 4x)
20 *	Presencia de pelos glandulares en la superficie adaxial de la lámina
21	Área cubierta por pelos glandulares en filarios (%): observada en lupa (aumento 4x)
22	Largo total de la inflorescencia (cm)
23 *	Largo del primer entrenudo de la inflorescencia (cm)
24 *	Largo del pedúnculo del capítulo (mm)
25 *	Número de flores por capítulo
26 *	Número de filarios por capítulo
27 *	Largo del involucre (mm)
28 *	Largo de la corola (mm)
29 *	Número de pelos glandulares por lóbulo de la corola
30 *	Número de cerdas del papus
31 *	Largo de la cipsela (mm)

3. Resultados

Análisis univariado. La media, el desvío estándar y el rango (valor mínimo y valor máximo) de los 27 caracteres analizados en 75 especímenes de *Kaunia* son presentados por especie en la Tabla 6. Los rangos de variación en cada carácter se superponen entre las distintas especies y ninguno puede ser utilizado individualmente para delimitar especies, con la excepción de cuatro caracteres que claramente permiten distinguir a *K. saltensis* de las otras especies: Largo de la vena media: medido entre los puntos de divergencia del primer y segundo par de venas secundarias (mm) (carácter 11) = 0, Área cubierta por pelos simples en la superficie abaxial de la lámina (carácter 17) = 0,

Presencia de pelos glandulares en la superficie abaxial de la lámina (carácter 18) = 0,
 Área cubierta por pelos glandulares en filarios (carácter 21) = 0.

Tabla 6. Tabla mostrando la media, \pm el desvío estándar y el rango (mínimo-máximo) para los 27 caracteres en estudio de los 75 especímenes analizados de *Kaunia*.

Carácter	<i>K. arbuscularis</i> (N=7)	<i>K. lasiophthalma</i> (N=12)	<i>K.</i> <i>longipetiolata</i> (N=14)	<i>K. rufescens</i> (N=15)	<i>K. saltensis</i> (N=15)	<i>K. uber</i> (N=12)
5	0,9 \pm 0,54(0,1-1,7)	1,5 \pm 0,23(1-3,2)	0,8 \pm 0,37(0,1-1,83)	1 \pm 0,4(0-2,2)	1,7 \pm 0,15(1,3-2,7)	0,1 \pm 0,18(0-0,8)
6	2,3 \pm 1,38(0,1-5,7)	3,55 \pm 0,25(2,5-6,3)	2,7 \pm 0,43 (1-4,3)	2,4 \pm 0,65(0-5,3)	3,2 \pm 0,22(2-4,7)	0,8 \pm 0,72(0-3)
7	2,1 \pm 0,69(0,5-4)	5,5 \pm 0,28(3,4-9,11)	3,9 \pm 0,73 (0,2-7,36)	3,9 \pm 0,71(0-8,2)	6,8 \pm 0,22(4-9,5)	1,1 \pm 0,95(0-5,6)
8	0,5 \pm 0,32(0-1)	1,56 \pm 0,21(0,9-2,5)	1 \pm 0,35(1-1,8)	1,4 \pm 0,47(0-3,3)	2,2 \pm 0,23(1,3-3,5)	0,5 \pm 0,3(0-2,1)
9	1,2 \pm 0,38(0,4-2)	2,4 \pm 0,21(1,8-3,8)	1,9 \pm (0,1-3,07)	2,2 \pm 0,55(0-4,4)	2,6 \pm 0,14(1,7-3,3)	0,6 \pm 0,6(0-2,6)
10	0,5 \pm 0,39(0-1,2)	1,5 \pm 0,29(0,7-3,2)	1,2 \pm 0,46(0,1-3,07)	0,3 \pm 0,26(0-1,2)	2 \pm 0,3(0,9-3,1)	0,2 \pm 0,23(0-1)
11	4,6 \pm 0,27(2,7-6,5)	4,8 \pm 0,48(2,3-12)	3,7 \pm 0,24(2-5,67)	7 \pm 0,38(3-10)	0	4,8 \pm 0,46(2-10)
12	5 \pm 0,36(3,3-9)	2,2 \pm 0,99(0-7)	3,5 \pm 0,7(0-10)	5,6 \pm 0,3(3,5-11)	2,9 \pm 0,37(1-5,7)	5,9 \pm 0,75(2-17,3)
13	2 \pm 0(2-2)	2 \pm 0(2-2)	2 \pm 0(2-2)	2 \pm 0(2-2)	1 \pm 0(1-1)	2 \pm 0(2-2)
14	0,2 \pm 0,03(0,1-0,2)	0,2 \pm 0,02(0,2-0,3)	1,1 \pm 1,8(0,2-17)	0,2 \pm 0,02(0,2-0,25)	0,19 \pm 0,01(0,1-7-0,22)	0,19 \pm 0,02(0-14-0,22)
15	4,1 \pm 0,21(3-5,7)	3,4 \pm 0,38(1,4-6,6)	3,2 \pm 0,34(1,4-6,5)	5 \pm 0,27(2,7-9,2)	2,1 \pm 0,15(1,5-2,8)	3,7 \pm 0,33(2-6,65)
16	3,4 \pm 0,12(2,7-3,9)	3,7 \pm 0,28(2,8-5,4)	3,5 \pm 0,27(1,6-5,2)	4,6 \pm 0,3(2,5-7,8)	2,15 \pm 0,17(1,4-3,2)	3,5 \pm 0,14(2,8-4,6)
17	79 \pm 0,1(72,5-83,7)	8,4 \pm 0,38(5-14,3)	48,7 \pm 0,81(8,3-87,3)	41,2 \pm 0,61(13,5-72,5)	0	68,4 \pm 0,17(50-87,5)
18	1 \pm 0(1-1)	1 \pm 0(1-1)	1 \pm 0(1-1)	1 \pm 0(1-1)	0	1 \pm 0(1-1)
19	8,3 \pm 0,5(5-20)	1,5 \pm 0,5(0-3)	7,41 \pm 1,4(1-36,7)	5,3 \pm 0,9(1-10)	0	17,2 \pm 0,9(3-40)
20	5,8 \pm 1,4(2-30)	1,1 \pm 0,8(0-4)	3,63 \pm 1,86(0-30)	2,9 \pm 1,9(0-30)	0	4,2 \pm 1,7(0-30)
21	1,4 \pm 3,63(0-40)	18,2 \pm 0,75(7,7-	29,5 \pm 0,55(11,7	33,3 \pm 0,6(13,	0	19,8 \pm 0,56(1

		50)	-51)	3-65)		0,7-40)
22	16,6±0,36(10,3-26)	16,8±0,28(11,5-24)	13,3±0,3(8,5-24,5)	17±0,35(10-28)	6,9±0,19(5,2-10)	16±0,35(8,7-5-25)
23	5±0,29(3,5-7,5)	4,6±0,33(1,9-7)	3,7±0,3(2-6,3)	5,1±0,35(3-9)	2±0,24(0,6-3,2)	5,4±0,40(2,7-9,5)
24	6,8±0,19(5-9)	6,5±0,20(4,67-8,33)	6±0,14(5-8)	6±0,22(4-9)	5,9±0,17(4,3-8)	5,2±0,17(4-7,3)
25	23,2±0,27(17,3-33)	19,5±0,22(15,3-31)	19,4±0,18(16-25,7)	26,6±0,22(16-36,7)	19,7±0,16(14,7-27,3)	22,4±0,18(17,3-29,7)
26	20,9±0,18(17,3-27)	17,5±0,19(13-24,7)	16,5±0,15(12-22,7)	20±0,1(17,3-24)	17,6±0,15(13,3-21,7)	16,6±0,11(13,5-19,7)
27	4,9±0,19(3,7-6)	3,7±0,1(3-4,7)	3,7±0,11(3-4,9)	4±0,07(3,5-4,8)	3,2±0,06(3-4)	3,6±0,06(3,1-4)
28	4,7±0,08(4,2-5,5)	4,6±0,03(4,3-4,8)	4,4±0,11(3,7-5,4)	4,6±0,09(4-5,7)	4±0,05(3,6-4,6)	4,4±0,09(3,8-5,1)
29	3,4±0,15(2,7-4,7)	2,9±0,22(2-5)	2,3±0,52(0-4,3)	3,3±0,35(2-6,7)	3,8±0,25(2,3-5)	3,5±0,23(2,3-5,3)
30	25,9±0,15(22,3-30,5)	24±0,15(19,7-31,7)	24,9±0,12(20,3-29,7)	23,7±0,08(20,7-26,7)	25,6±0,1(21,7-30-7)	22,9±0,17(19,8-30)
31	2,4±0,05(2,1-2,6)	2,4±0,08(2,1-2,9)	2,2±0,09(1,8-2,9)	2,5±0,15(1,8-3,17)	2,1±0,08(1,7-2,5)	2,3±0,09(1,9-2,8)

Análisis de Componentes Principales (PCA). En el PCA basado en la matriz que no contenía a *K. saltensis*, los tres primeros componentes principales (CP) acumularon el 66,8% de la varianza total de los datos (34,98%, 16,43% and 15,39%, respectivamente) (Fig. 26). En orden decreciente, el CP1 presentó el mayor valor para el área cubierta por pelos simples en la superficie adaxial de la lámina (carácter 19; eigenvector: 0,73), área cubierta por pelos simples en la superficie abaxial de la lámina (carácter 17; 0,54) y el número de dientes del margen de la lámina/largo de la lámina (carácter 7; -0,19). El CP 2 tuvo las mayores contribuciones de los siguientes caracteres: área cubierta por pelos glandulares en filarios (carácter 21; eigenvector: 0,82) y del área cubierta por pelos simples en la superficie adaxial de la lámina (carácter 19; -0,21). El CP 3 tuvo las mayores contribuciones de los siguientes caracteres: área cubierta por pelos glandulares en filarios (carácter 21; 0,46), el número de dientes del margen de la lámina/largo de la lámina (carácter 7; 0,45) y el área cubierta por pelos simples en la superficie adaxial de la lámina (carácter 19; 0,39). De acuerdo a los resultados aquí obtenidos, en el gráfico que muestra el CP1 vs. CP2 (Fig. 26 B) dos grupos de especímenes pertenecientes a dos especies pueden ser levemente discriminados: uno conteniendo a la mayoría de los

especímenes de *K. lasiophthalma* y el otro conteniendo a la mayoría de los especímenes de *K. rufescens*. El resto de los especímenes se distribuyeron en una gran nube sin diferenciaciones. En el gráfico del CP1 vs. CP3 (Fig. 26 C) se pueden ver resultados similares al anterior y cuando se comparó el CP2 vs. CP3 se obtuvo menos resolución (Fig. 26 D).

Análisis Discriminante (AD). Como primer resultado del AD, el valor eigen (o propio) para el primer eje canónico (14,09) acumuló el 70,24% de la variación; el valor eigen para el segundo (4,63) acumuló el 23,08% de la variación y el valor eigen del tercer eje (0,84) sumó un 4,19% adicional del total de la dispersión de los especímenes. Solo se muestra el gráfico del eje 1 vs el eje 2 ya que entre los dos representan el 93,32 % de la variación (Fig. 26 E).

Las probabilidades del lambda de Wilk (Valor $[v] = 0,004$; F valor $[Fv] = 8,72$; $df = 56$), Traza de Pillai ($v = 2,529$; $Fv = 5,405$; $df = 56$) y la Traza Hotelling-Lawley ($v = 19,763$; $Fv = 14,015$, $df = 56$) indicaron diferencias significativas entre al menos un centroide de grupo y los otros ($P < 0,0001$). Los valores de F basados en las distancias de Mahalanobis indicaron diferencias significativas entre la mayoría de los pares de los centroides de grupo ($P < 0,0001$) (Tabla 7). La separación entre el par de centroides de grupo de *K. arbuscularis* y *K. uber* fue menos soportada ($P = 0,011$).

Los caracteres más discriminantes para el primer eje fueron, en orden decreciente: área cubierta por pelos simples en la superficie adaxial de la lámina (carácter 19; valor = 0,08), área cubierta por pelos simples en la superficie abaxial de la lámina (carácter 17; 0,04) y el área cubierta por pelos glandulares en filarios (carácter 21; -0,02). Para el segundo los caracteres más discriminantes fueron: el área cubierta por pelos simples en la superficie abaxial de la lámina (carácter 17; -0,11), largo de la vena media: medido entre los puntos de divergencia del primer y segundo par de venas secundarias (carácter 12; -0,06) y el área cubierta por pelos simples en la superficie adaxial de la lámina (carácter 19; -0,05). Por último para el tercer eje los caracteres más discriminantes fueron: ancho de la lámina (carácter 14; 0,09) y el área cubierta por pelos glandulares en filarios (carácter 21; 0,07). El resultado del AD, muestra grupos más discriminados que los obtenidos en el PCA. Se realizó un análisis discriminante clasificatorio sobre los 60 especímenes para asignarlos a posteriori a cada uno de los cinco grupos (de las cinco especies). En la clasificación linear, solo un espécimen perteneciente a *K. longipetiolata* fue ubicado a posteriori en *K. uber*; el resto de los especímenes coincidieron en un

100% con los grupos asignados a priori. La clasificación de Jackknife mostró resultados diferentes.

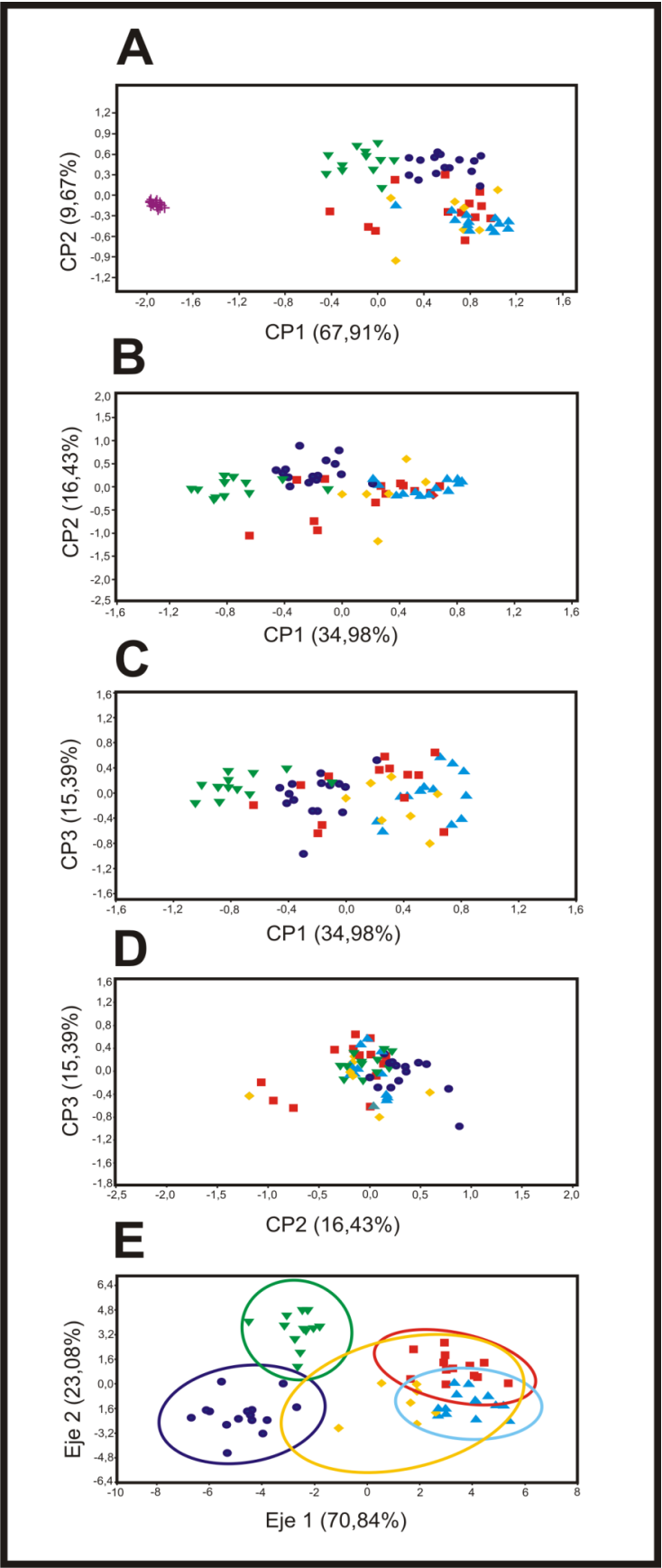


Figura 26. Diagramas de los análisis de PCA y AD llevados a cabo en las especies de *Kaunia*. A, Primeros dos componentes principales (CP1 vs. CP2) del PCA preliminar incluyendo a *K. saltensis*. B, Primer y segundo componentes del PCA (CP1 vs. CP2) sin incluir a *K. saltensis*. C, Primer y tercer componentes del PCA (CP1 vs. CP3) sin incluir a *K. saltensis*. D, Segundo y tercer componentes del PCA (CP2 vs. CP3) sin incluir a *K. saltensis*. E, Primer y Segundo eje canónico del AD sin incluir a *K. saltensis*. En los cinco casos los eigenvalores de cada eje se muestran entre paréntesis. Los símbolos representan: ♦, *K. arbuscularis* (naranja); ▼, *K. lasiophthalma* (verde); ■, *K. longipetiolata* (rojo); ●, *K. rufescens* (azul); +, *K. saltensis* (violeta); ▲, *K. uber* (celeste).

Tabla 7. Estadísticos multivariados y aproximaciones de F para el lambda de Wilk, la traza de Pillai y la traza Hotelling-Lawley, del análisis discriminante para las 5 especies determinadas a priori (excepto *K. saltensis*).

Estadístico	Valor	Valor de F	df	P
Lamba de Wilk	0,004	8,72	56	<0,0001
Traza de Pillai	2,529	5,405	56	<0,0001
Traza de Hotelling-Lawley	19,763	14,015	56	<0,0001

De los 7 especímenes ubicados a priori en *Kaunia arbuscularis*, 5 fueron asignados a ésta especie (71,4%). De los 12 especímenes de *K. lasiophthalma*, 11 fueron asignados a ésta misma especie (91,7%). Siete de los quince especímenes ubicados a priori en *K. longipetiolata* fueron asignados posteriormente a ésta misma especie (53,8 %). De los 15 especímenes ubicados previamente en *K. rufescens*, 13 (86,7 %) fueron asignados posteriormente a esta especie. Diez de los 13 especímenes asignados a priori a *K. uber* fueron asignados a posteriori a esta especie (76,9 %) (Tabla 8 y 9).

Tabla 8. Resultados de las clasificaciones obtenidas en el análisis discriminante para los 60 especímenes de *Kaunia* basado en la morfología. Los números en paréntesis pertenecen a la asignación correcta de ejemplares de la especie.

Grupo a priori	Grupo a posteriori					N
	<i>K. arbuscularis</i>	<i>K. longipetiolata</i>	<i>K. lasiophthalma</i>	<i>K. rufescens</i>	<i>K. uber</i>	
<i>K. arbuscularis</i>	7 (100%)	0	0	0	0	7
<i>K. lasiophthalma</i>	0	0	12 (100%)	0	0	12
<i>K. longipetiolata</i>	0	12 (92,3%)	1	0	0	13
<i>K. rufescens</i>	0	0	0	15 (100%)	0	15
<i>K. uber</i>	0	0	0	0	13 (100%)	13
Total	7	13	13	15	13	60

Tabla 9. Clasificación Jackknife resultante del análisis discriminante de 60 especímenes de *Kaunia* basado en la morfología. Los números en paréntesis pertenecen a la asignación correcta de ejemplares de la especie al grupo predefinido.

Grupo a priori	Grupo a posteriori					N
	<i>K. arbuscularis</i>	<i>K. longipetiolata</i>	<i>K. lasiophthalma</i>	<i>K. rufescens</i>	<i>K. uber</i>	
<i>K. arbuscularis</i>	5 (71,4%)	0	1	1	1	7
<i>K. lasiophthalma</i>	0	0	11 (91,7%)	1	0	12
<i>K. longipetiolata</i>	1	7 (53,8%)	1	0	4	13
<i>K. rufescens</i>	1	0	1	13 (86,7%)	0	15
<i>K. uber</i>	2	1	0	0	10 (76,9%)	13
Total	7	8	13	15	15	60

4. Discusión

El análisis morfométrico aquí realizado muestra una clara identificación de *Kaunia saltensis*, aunque la discriminación de las otras cinco especies resultó menos contundente. La mayoría de los caracteres florales mostraron que las especies de este complejo en *Kaunia* no pueden ser delimitadas con el uso de caracteres reproductivos solamente. En cambio, los caracteres vegetativos demostraron ser más confiables para la discriminación de las especies.

Kaunia saltensis es una especie que habita el bosque Andino desde el Noroeste de Argentina al Centro de Bolivia con hojas glabras fácilmente distinguibles. De acuerdo a éste análisis, los caracteres de la hoja, incluyendo tipos de tricomas y área de la lámina cubierta por tricomas han mostrado ser útiles para discriminar grupos dentro de este complejo. De todas formas, la ausencia de los pelos glandulares en los filarios resultó útil para agrupar especímenes de *K. saltensis*. En este marco, especialmente las hojas glabras de *Kaunia saltensis*, que la diferencian de las otras especies del complejo, potencialmente explicarían su clara discriminación en los análisis preliminares. Geográficamente, *Kaunia saltensis* coexiste con *K. lasiophthalma*, una especie que resultó bastante discriminada en éste análisis, y en menor extensión con *K. longipetiolata* en el Centro de Bolivia. Las tres especies, aunque muy similares a primera vista (Hieronymus, 1897; Novara, 2009), mostraron diferencias en caracteres de la hoja como las mencionadas anteriormente sobre los tricomas además de otros caracteres relacionados a la venación y a los márgenes de la lámina. En el caso de éstas especies, otros caracteres florales relacionados a la forma de las inflorescencias secundarias (cimoides en *K. saltensis* y tirsoideas en *K. lasiophthalma* y *K. longipetiolata*) confirman los resultados que muestran una clara discriminación de *K. saltensis* del resto de las especies. Además, se han observado discontinuidades temporales en la floración de estas tres especies lo que refuerza su individualidad en un contexto de coexistencia de las mismas. En efecto, *K. saltensis* es la única especie de éste complejo que florece durante la primavera tardía y el verano (a diferencia de invierno y primavera temprana en las otras).

De acuerdo a los resultados aquí obtenidos, las diferencias entre *Kaunia lasiophthalma* y *K. longipetiolata* aparentemente son más sutiles pero permitirían su discriminación. *K. lasiophthalma* es la especie que llega más al sur de las especies de *Kaunia*, y se extiende desde Argentina al norte de Bolivia, donde se superpone en su distribución con *K. longipetiolata*. Los caracteres que permitieron discriminar a estas dos especies están relacionados con las hojas y se basaron en el área cubierta por tricomas simples, la presencia de tricomas glandulares en la superficie adaxial de la lámina y el número de dientes del margen de la misma.

Kaunia longipetiolata se distribuye desde en centro de Bolivia al norte de Perú. Dentro del “complejo” de especies de *Kaunia* aquí estudiado, existen otras dos especies, *K. uber* (distribuida desde el Centro de Bolivia al norte de Perú) y *K. arbuscularis* (distribuida al N de Perú y Ecuador) que han sido puestas en sinonimia bajo *K.*

longipetiolata (Robinson y Holmes, 2008). Como resultado del análisis, se puede observar un considerable solapamiento entre *K. arbuscularis* y *K. uber*, así como entre *K. arbuscularis* y *K. longipetiolata*. Teniendo en cuenta éstos resultados más los estadísticos del análisis discriminante, se confirma la sinonimia de éstas tres especies.

Con respecto a *K. rufescens*, la única especie que llega hasta Brasil, solo el DA mostró una mayor separación de ésta especie, principalmente debido a la presencia de pelos glandulares en la superficie adaxial de la lámina y al largo de la vena media (medido desde la base de la hoja hasta el punto de bifurcación del primer par de venas secundarias). Ninguno de estos caracteres había sido tomado en cuenta antes para identificar a la especie.

Como conclusión general, en éste análisis se mostró que los caracteres que fueron útiles para delimitar a los taxa fueron aquellos relacionados a las hojas. Esto coincide con algunos autores previos (Tabla 4) aunque nuestro análisis ayudaría a definir los caracteres más claramente. Observando los resultados del AD, se podría decir que las especies se van remplazando a lo largo de un gradiente basado principalmente en tres caracteres: área de la hoja cubierta de pelos simples, presencia de pelos glandulares en la superficie adaxial de la lámina y el número de dientes del margen (lo que representa la variación entre hojas enteras y aserradas).

Por otro lado, algunos caracteres utilizados por los autores como diagnósticos para delimitar especies mostraron una considerable superposición entre las mismas (por ejemplo: forma de la hoja, en nuestro análisis medida como una relación, y el número de flores).

Uno de los caracteres que fue previamente bastante utilizado como diagnóstico para éstas especies es el tipo de margen de la hoja. Para el estudio aquí realizado, se representó este carácter en la matriz bajo varios caracteres con el objetivo de incluir toda la variabilidad de este atributo (por ejemplo: carácter 7, 8, 9 y 10). Sin embargo, solo la relación entre el número total de dientes del margen de la lámina dividido por el largo total de la lámina resultó ser útil para discriminar grupos. Finalmente, el estudio morfológico realizado en ésta tesis es el primero en incluir las especies de este “complejo” de *Kaunia* permitiendo una perspectiva general del valor de los caracteres.

La evidencia obtenida en este análisis estadístico será complementada con los resultados de los estudios moleculares (Capítulo V) y de Modelo de Distribución de Especies y Espacio Climático (Capítulo X.1) para arribar a una decisión final acerca de la individualidad de estas especies.

V. ANÁLISIS MOLECULAR DE ESPECIES MORFOLÓGICAMENTE SIMILARES

1. Introducción

En base a los resultados obtenidos en el capítulo de análisis estadístico morfológico (Capítulo IV) se realizó un análisis molecular para calcular el porcentaje de divergencia entre secuencias de las especies muy similares morfológicamente. La inclusión de secuencias de ADN como elemento a comparar entre los especímenes del estudio, se relaciona con la potencial utilidad de dichas secuencias para diferenciar especies pertenecientes a complejos o especies morfológicamente similares o iguales (Sperling, 2003; Avise, 2004). Las especies de las cuales se obtuvieron secuencias de ADN fueron: *K. camataquiensis*, *K. lasiophthalma*, *K. longipetiolata*, *K. rufescens* y *K. saltensis*. Cuatro de estas especies son morfológicamente similares y han sido objeto de análisis estadísticos en el capítulo anterior. La quinta especie, *K. camataquiensis*, si bien no pertenece al complejo de especies morfológicamente similares, permite establecer parámetros comparativos al ser una especie externa al grupo. Se exploraron 9 marcadores que han sido útiles para reconstrucciones filogenéticas a nivel de especie en la tribu Eupatorieae y en otras Asteraceae (Bonifacino y Funk, 2012; Karaman- Castro y Urbatsch, 2009; Rivera et al., 2015; Sancho y Karaman-Castro, 2008; Sancho et al., 2015; Schilling, 2011; Schmidt y Schilling, 2000; Wagstaff et al., 2011). Se utilizaron las regiones nucleares ribosomales ITS y ETS, los marcadores cloroplásticos 5'*trnK/matK* (*trnK*), *trnL* y el espaciador intergenico *ycf3-trnS* (Tabla 10). Adicionalmente se obtuvieron secuencias de ADN de GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/GenBank>) de *Kaunia* de los siguientes marcadores: *ndhF*, *ndhI*, *ndhF-ycf-1*, *ndhI-ndhG*.

2. Materiales y métodos

La extracción del ADN, la amplificación y la secuenciación se detallan a continuación:

El ADN total fue extraído de material foliar (secado en sílica gel) usando el kit DNeasy plant mini kit (Qiagen Corp., Valencia, California). Las mezclas para las reacciones de PCR para todos los marcadores fueron 11.5 µl dd H₂O, 1 µl ADN, 2.5 µl buffer, 2.5 µl dNTPs, 2.5 µl de cada primer, 1.5 µl MgCl₂, 0.5 µl de BSA (Bovine Serum Albumina) y 0.2 o 0.4 µl de Invitrogen (Life Technologies, Brasil) *Taq* polimerasa. Todas las reacciones PCR de 25-µl PCR fueron realizadas en un termociclador GenePro. Las muestras de PCR fueron calentadas a 94°C por 3 min. Los productos de doble-cadena de PCR fueron producidos vía 30 ciclos de desnaturalización (94°C por 1 min), primer “annealing” (48-55°C por 1 min), y una extensión final del ciclo (72°C por 2 min) seguido de 30 ciclos para asegurar la formación total de todas las nuevas hebras. Los productos de PCR fueron purificados usando un kit de purificación EMBIOTEC (EMBIOTEC S.R.L.). Los productos de PCR limpios fueron secuenciados en ambas direcciones por Macrogen Inc. (Corea). Los resultados fueron compilados y editados con el uso del programa Sequencher version 4.8 (Gene Codes Corporation, Ann Arbor, Michigan, USA). Las matrices de datos fueron alineadas manualmente usando el programa BioEdit (Ibis Biosciences, Carlsbad California, USA).

Tabla 10. Lista de cebadores usados para la amplificación de ADN de las especies de *Kaunia*

Cebador	Secuencia del cebador	Referencia
Internal Transcribed Spacer (ITS)		
ITS-1	5'-TCC GTA GGT GAA CCT GC-3'	White et al. (1990)
ITS-4	5'-TCC TCC GCT TAT TGA TAT GC-3'	White et al. (1990)
External Transcribed Spacer (ETS)		
ETS-1	5'-CGC ATC GTT CGG TGC ATT CTG GG-3'	Baldwin and Marcos (1998)
18S-IGS	5'-GAG ACA AGC ATA TGA CTA CTG GCA GGA TCA ACC AG-3'	Baldwin and Marcos (1998)
5'<i>trnK</i>/<i>matK</i> (<i>trnK</i>)		
3914F	5'-GGG GTT GCT AAC TCA ACG G-3'	Bayer et al. (2002)
1240R	5'-CAG ATG AGC TGG GTA AGG T-3'	Bayer et al. (2002)
<i>trnL</i>		
Universal C	5'-CGA AAT CGG TAG ACG CTA CG-3'	Taberlet et al. (1991)

Universal F	5'-ATT TGA ACT GGT GAC ACG AG-3'	Taberlet et al. (1991)
Intergenic spacer <i>ycf3-trnS</i>		
SP43122F	5'-ATT GGC YAC AAY TGA AAA GG-3'	Hershkovitz, 2006
SP44097R	5'-ATT CGA ACC CTC GGT AAA CA-3'	Hershkovitz, 2006

Se analizaron las divergencias entre las secuencias de ADN de las especies estudiadas. Para estimar la distancia de las secuencias de ADN de cada par de especímenes, se realizó una matriz de distancia en el programa MESQUITE v. 3.04 (Maddison y Maddison, 2015). Se eligió el modelo de sustitución de ADN de Jukes-Cantor para transformar la matriz de distancia compensando las múltiples sustituciones, con transiciones tratadas igualmente a las transversiones.

3. Resultados y Conclusiones

El porcentaje de divergencia obtenido entre las secuencias de los especímenes estudiados fue, para cada marcador: ETS: 0-0,2 %; ITS: 0-0,2 %; *trnK*: 0%; *ndhF*: 0%; *ndhI*: 0%; *ndhF-ycf1*: 0,6 %; *ndhI-ndhG*: 0,5%; *trnL-trnF*: 0-0,1%, *ycf3-trnS*: 0-0,2%.

Los marcadores moleculares aquí explorados mostraron un porcentaje muy bajo o casi nulo de divergencia entre las secuencias de los especímenes estudiados. Estos resultados mostraron valores de divergencia entre secuencias menores a los reportados para otras Asteraceae (Lowrey et al., 2001, para las Astereae) o aún para otros géneros de Eupatorieae (Schmidt y Schilling, 2000). Por ejemplo, la divergencia entre trece especies pertenecientes al género *Eupatorium*, varió para ITS entre 1 y 10% (Schmidt y Schilling, 2000). Para la region ITS, se esperaba un porcentaje de divergencia entre secuencias de *Kaunia* más alto que para las otras regiones, debido a que las tasas de mutación en la region ITS de Eupatorieae son bastante más altas en relación a lo encontrado en otros grupos (Schmidt y Schilling, 2000). Sin embargo, fue muy baja en todas las regiones estudiadas.

Los análisis comparativos entre los caracteres morfológicos y el bajo o nulo valor de divergencia entre secuencias obtenido aquí, podrían interpretarse bajo el marco de una especiación reciente de estas especies de *Kaunia*. Este tema se retomará en el capítulo de biogeografía donde se analizará desde el punto de vista de la especiación en el tiempo y espacio.

VI. NÚMERO CROMOSÓMICO Y CONTENIDO DE ADN.

1. Número cromosómico

Para la tribu Eupatorieae se han reportado varios números cromosómicos básicos, que van desde $x=4$ a $x=25$, aunque el número básico predominante para la tribu es $x=10$ (King et al., 1976; Ito et al., 2000). En un contexto filogenético, se ha indicado que la citología a niveles de subtribu puede ser útil para indicar relaciones cercanas entre los taxa y reflejar la evolución del grupo. En efecto, de acuerdo a King et al. (1976) las Eupatorieas podrían ser discutidas en términos de grupos citológicos. El árbol filogenético obtenido por Ito et al. (2000), basado en ADNcp RFLP, muestra que los géneros con alto número cromosómico divergieron primero, y que luego el número cromosómico básico en la tribu fue reducido sucesivamente de $x=17$, a $x=11$, a $x=10$. Coincidentemente, en el árbol filogenético basado en datos morfológicos (Bremer, 1994), los géneros de Eupatorieas con números cromosómicos básicos altos ($x=16-18$), con unas pocas excepciones, fueron basales y los géneros con números cromosómicos bajos ($x=4-12$) fueron más derivados. Los números cromosómicos altos, como $x=15$, 16, 17 y 25, han sido considerados como resultado de eventos de poliploidía seguidos de pérdidas diploides (King y Robinson, 1987).

Una importante característica del género *Kaunia* es su alto número cromosómico ($n=20-26$) en relación al de otros géneros pertenecientes a otras subtribus de Eupatorieae (Robinson et al., 1989). El número cromosómico alto de *Kaunia* es consistente con los encontrados en otros miembros conocidos de la subtribu Oxylobinae y ha sido usado como carácter diagnóstico de la subtribu (Robinson et al., 1989). De hecho, los números cromosómicos de *Kaunia* se asemejan a aquellos de otros miembros andinos de Oxylobinae como *Ageratina* subgen. *Andinia* R. M. King y H. Rob. Sin embargo, las relaciones de parentesco entre estos dos géneros no han sido probadas y la presencia de sus números cromosómicos similares podría responder a procesos paralelos más que a un origen común (Robinson et al., 1989).

Cuatro especies de las catorce pertenecientes a *Kaunia* fueron estudiadas desde el punto de vista cariológico: *Kaunia ignorata* (Hieron.) R. M. King y H. Rob. $2n=c.45$ (King y Robinson, 1980b) y $n=ca. 20$ (Robinson et al. 1989); *Kaunia grossidentata* (Hieron.) R. M. King y H. Rob.: $n=10$ II (Wulff et al., 1996); *Kaunia lasiophthalma* (Griseb.) R. M. King y H. Rob.: $n=ca. 26$ (Robinson et al., 1989) y $n=10$ II (Turner et

al., 1979 y Wulff et al., 1996) y *Kaunia saltensis* (Hieron.) R. M. King y H. Rob.: n=ca 24 II (Hunziker et al., 1990), n=ca. 26 II y ca. 20 II + 1 XII (Wulff et al., 1996).

Watanabe et al. (1995) sugieren en su trabajo que existiría una correspondencia entre el tipo de hábito, el hábitat y el número cromosómico en los géneros de las tribus Eupatorieae y Heliantheae. Estos autores indicaron que los hábitos arbustivos o arborescentes son característicos de taxa con números cromosómicos básicos altos y que habitan en hábitats relativamente estables. Aparentemente los estudios realizados hasta el momento en *Kaunia* coinciden con esta relación, ya que las especies que se han estudiado de este género con altos valores en los números cromosómicos básicos son arbustos o pequeños árboles, en concordancia con lo que esperaríamos encontrar en especies con estos tipos de hábito.

2. Contenido de ADN

a. Introducción

La notable constancia de la morfología y número cromosómico a nivel de género ha sido muy valiosa para el estudio de la sistemática vegetal. Además, muchos de los grupos que presentan un número de cromosomas distintivo se encuentran entre los más fácilmente definidos taxonómicamente (Watanabe et al., 1995). Por otra parte, el tamaño del genoma es un importante carácter de la biodiversidad, que es de gran interés en los estudios ecológicos, taxonómicos y evolutivos (Garnatje et al., 2004). El contenido de ADN del genoma (valor C) de *Kaunia* se reporta en este trabajo de tesis por primera vez. Según Garnatje et al. (2010), se conocen los valores de C de sólo trece especies de Eupatorieae (dos especies que corresponden a Oxylobinae).

b. Materiales y Métodos

Los especímenes estudiados fueron obtenidos de una población natural de *Kaunia saltensis*, de la localidad de Yacones (Salta, Argentina). Los especímenes de muestra se encuentran en el herbario LP (Ventosa y Feinsinger 163).

La estimación del contenido de ADN nuclear se realizó mediante citometría de flujo con yoduro de propidio (IP) como colorante. Para la extracción de núcleos, de la muestra y el estándar, se cortaron hojas jóvenes en 0,5 ml de solución de “Otto I” en una cápsula de Petri. La suspensión fue filtrada con una malla de nylon de 30 µm. Luego se añadió a

la muestra solución de “Otto II”. La muestra se analizó con un citómetro de flujo Partec PA II (Partec GmbH, Münster, Alemania, perteneciente a IBONE), con el detector operando a 355 nm. Al menos 5000 núcleos fueron contados por muestra y las mediciones fueron calculadas a partir de tres réplicas y separando en el tiempo cada planta evaluada. El contenido de ADN fue estimado comparando el pico de la muestra con el pico del estándar. Para el análisis de los datos se utilizó el software PA-II Partec FloMax.

Se utilizó a *Paspalum dilatatum* Poir. “Chirú” (hexaploide, 2C= 3,57 pg) como estándar interno. El valor 2C absoluto de contenido de ADN de la muestra fue calculado de acuerdo a Dolezel y Bartos (2005) empleando la siguiente formula:

Contenido de ADN 2C de la muestra=

$\frac{\text{Pico medio G1 muestra}}{\text{Pico medio G1 estándar}} \times \text{Contenido de ADN 2C de la muestra (pg)}$

Pico medio G1 estándar

El contenido de ADN nuclear de la muestra fue calculado como:

Valor 2C de la muestra (ADN pg o Mbp):

$\frac{\text{Posición del pico medio 2C de la muestra}}{\text{Posición del pico medio 2C del estándar}} \times \text{valor 2C de referencia estándar}$

Posición del pico medio 2C del estándar

c. Resultados y Discusión

El coeficiente de variación (HPCV) de contenido de ADN perteneciente a la población de Yacones (Salta) de *Kaunia saltensis* fue menor a 5%, soportando la confiabilidad del resultado obtenido por citometría de flujo. El tamaño del genoma holoploide (2C) en *K. saltensis* fue de 5,63 pg (Fig. 27).

Actualmente, se encuentran disponibles valores C de ADN para más de 7000 especies de plantas (Bennett y Leitch, 2012, <http://data.kew.org/cvalues/>). De acuerdo con la literatura disponible y la base de datos de valores C de ADN de Asteraceae (Garnatje et al., 2010), éste es el primer estudio del contenido de ADN nuclear llevado a cabo en el género *Kaunia*. El valor 2C estimado para *K. saltensis*, se encuentra dentro del rango de variación encontrado para las Eupatorieae (1C=1,1 pg a 3,6 pg; Bai et al., 2012; Garnatje et al., 2010). Hasta el presente, el único reporte de contenido de ADN en la subtribu Oxylobinae corresponde al género *Ageratina* (Bai et al., 2012). Los valores 2C obtenidos para *A. altissima* fueron: 2C= 2, 2 pg y 2C= 2, 4 pg, los cuales, comparativamente, representan cerca de la mitad del contenido de *K. saltensis* encontrado aquí.

Según los valores establecidos por Leitch et al. (1998) y Soltis et al. (2003), el tamaño del genoma de las especies de *Kaunia saltensis* ($1C = 2,815 \text{ pg}$) correspondería a la categoría “pequeño” (Valores de $1C$ entre 1,4 y 3,5 pg), lo cual es consistente con los valores encontrados en otras Asteraceae.

Debido a que éste es el primer reporte del contenido de ADN en *Kaunia*, estudios adicionales en otras especies del género son necesarios para entender la evolución de este carácter dentro del mismo.

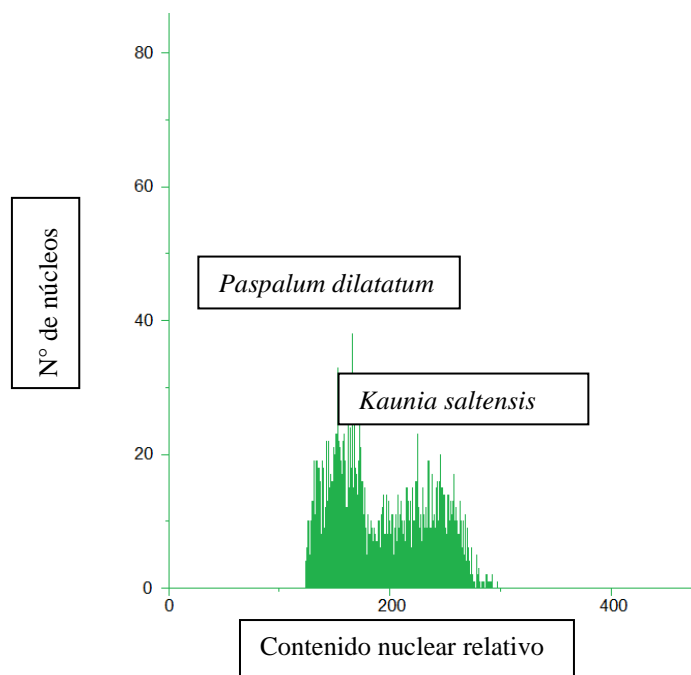


Figura 27. Diagrama de flujo mostrando los picos del contenido nuclear relativo obtenido para *Kaunia saltensis* en comparación con el de *Paspalum dilatatum*.

VII. COMPUESTOS QUÍMICOS

El conocimiento bioquímico en la familia Asteraceae ha aportado datos relevantes a la taxonomía y ha explicado o facilitado el empleo de las mismas en las actividades económicas (Del Vitto y Petenatti, 2009). Ya Hegnauer (1964) estableció los caracteres fitoquímicos generales, sustentados y ampliados por Harborne (1977), Mabry y Bohlmann (1977), Seaman (1982), Bohm y Stuessy (2001) y Aniszewski (2007). En general, la familia está caracterizada por la presencia de ácidos iso- y clorogénico, isoflavonoides, lactonas sesquiterpénicas, alcoholes triterpénicos pentacíclicos, aceites esenciales (con predominio de terpenoides), alcaloides (especialmente pirrolizidínicos) y diversos derivados acetilénicos, mientras que carece de taninos verdaderos y de iridoides (Bohlmann, 1977).

Como ha sido mencionado por Chadwick et al. (2013), los sesquiterpenoides, específicamente las lactonas sesquiterpénicas de las Asteraceae, podrían jugar un rol importante en la salud humana, tanto como parte de una dieta balanceada, como agentes farmacéuticos debido a su potencial para el tratamiento de enfermedades cardiovasculares y el cáncer. Aunque ha sido dificultoso llevar a cabo la síntesis “de Novo” de algunos metabolitos secundarios producidos por los tricomas glandulares (Ferreira y Janick, 1995), estudios recientes sobre la regulación de la transcripción de los genes de la regulación de la sesquiterpeno-sintasa han permitido avances en la biosíntesis y regulación de los metabolitos secundarios (Göpfert et al., 2009).

En *Kaunia*, varios estudios revelaron la presencia de compuestos de particular importancia. En *K. saltensis*, *K. ignorata* y *K. arbuscularis* se han realizado estudios químicos con la finalidad de relacionar a ésta especie con otras de otros géneros en la subtribu Oxylobinae (Bohlmann et al., 1981). Las partes aéreas contienen derivados de timol y mostraron la presencia de guaianólidos que podrían ser de importancia quimiotaxonómica, ya que éstos últimos han sido reportados también en especies de *Guevaria* y *Stevia*, aunque se necesitan más estudios para definir conclusiones finales (Bohlmann et al., 1981).

Para *K. lasiophthalma* se ha detectado la presencia de guaianólidos (N. de Gutiérrez et al., 1990) y terpenoides citotóxicos en las flores, uno de ellos llamado “kaunial”, que se ha testado en células cancerígenas y normales mostrando una citotoxicidad alta en las primeras y en menor grado en las segundas (Maldonado et al., 2014b).

La especie *K. rufescens* ha sido ampliamente usada en medicina popular para el tratamiento de la tos crónica, bronquitis, gripes, para expeler piedras de los riñones, afecciones de la piel, entre otros (Inventario Florestal Continuo do Rio Grande do Sul, <http://coralx.ufsm.br/ifers/frame.htm>). Rücker et al (1997), han encontrado en *K. rufescens* lactonas sesquiterpénicas que demostraron ser sensibilizadores alérgicos. Además, en ésta especie, se han encontrado ciertos compuestos, como el oxoludartin, el cual bajo condición in vitro, ha demostrado tener una importante actividad antitumoral (Rücker et al., 2001). Y por último, se encontraron compuestos químicos que presentan actividad esquizontocídica contra *Plasmodium falciparum* (agente de la malaria) (Rücker, 1997).

En un análisis de la química de la tribu Oxylobinae, Herz (2003) muestra que la química de las lactonas de tres de las cinco especies de *Kaunia* estudiadas se encuentra restringida a una serie de guaianólidos cercanamente relacionados, una característica que pareciera distinguir a este género de los otros de la subtribu. Sin embargo, Herz (2003) concluye que, mientras cada uno de los géneros parece poseer ciertos rasgos químicos característicos, la tribu como un todo parece ser químicamente muy heterogénea.

Estudios histoquímicos específicos llevados a cabo en esta tesis han detectado la presencia de lactonas sesquiterpénicas en tricomas del estilo de *Kaunia* (Capítulo III). Además de los confirmados y potenciales usos medicinales de los terpenoides encontrados en *Kaunia*, las lactonas sesquiterpénicas jugarían un rol determinante en la defensa anti-herbivoría. El rol de los metabolitos secundarios en la defensa de las plantas ha sido propuesto por varios autores (e.g., Levin, 1973; Duke, 1994; Rossi Monteiro et al., 2001; Elger et al., 2009). Como ha sido mencionado por Handley et al. (2005), revelar los mecanismos que contribuyen a la resistencia de las plantas a los herbívoros es de un interés fundamental para un mayor entendimiento de la dinámica evolutiva de la interacción biótica en sistemas naturales, así como para las plantas alimenticias y el manejo de plagas en la agricultura. Los terpenoides, han sido mencionados por tener actividad antimicrobiana (Kelsey et al., 1984; Duke, 1991, 1994; Chadwick et al. 2013). Además, de acuerdo a Kelsey y Shafizadeh (1980), los terpenoides localizados en superficies vegetales como tricomas glandulares podrían representar una barrera inmediata a los pequeños herbívoros deteniendo la predación antes de que ocurra un daño mayor. La presencia de tricomas glandulares en fase secretora observados en estadios florales muy tempranos de *Kaunia* (aún con las corolas

cerradas), junto a la presencia de lactonas sesquiterpénicas encontradas en estas glándulas, sugieren un rol de protección en los estilos en desarrollo de las flores inmaduras. Esto coincide con lo expuesto por otros autores que han demostrado que la mayoría de los tricomas glandulares se encuentran en la fase madura en estructuras muy jóvenes (por ejemplo: hojas, Rossi Monteiro et al., 2001; anteras de flores inmaduras, Göpfert et al., 2005). Además de en los estilos, los tricomas glandulares en *Kaunia* también se han encontrado en filarios, cipselas y lóbulos de la corola. En el marco de un potencial rol de protección de la secreción, los tricomas glandulares del estilo de *Kaunia* podrían actuar como la barrera más interna a los herbívoros que actuarían en estadios florales claves, como durante el desarrollo del estilo y del polen.

Por otro lado, los estudios de autofluorescencia de los tricomas glandulares del estilo también sugieren la presencia de lactonas sesquiterpénicas o alguno de sus derivados como azulenos (fluorescencia roja-verde); y la presencia de compuestos fenólicos en estadios de tricomas más avanzados (fluorescencia azul). Sin embargo, análisis más específicos son necesarios para corroborar la presencia de estos compuestos.

En base a estos antecedentes, el esclarecimiento de la sistemática de *Kaunia* a partir de los estudios morfológicos, anatómicos y filogenéticos que se desarrollarán en esta tesis permitirán aportar a otras disciplinas tales como la farmacéutica y la medicina.

VIII. DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA Y HÁBITAT

Las especies de *Kaunia* presentan una clara distribución Andina desde Ecuador hasta el Noroeste de Argentina, con una especie extendiéndose hasta Paraguay y Brasil (Fig. 28). Representan elementos ecológicamente importantes de las selvas subtropicales Andinas y los matorrales montanos. Las especies de *Kaunia* habitan varios ambientes especialmente en la faja arbustiva o usualmente como elementos de los bosques secundarios (Lieberman Cruz y Pedrotti, 2006). Usualmente las especies de *Kaunia* están asociadas a áreas localmente húmedas tanto en los márgenes de los bosques o selvas montanas o bien cerca de arroyos, ríos o aguas subterráneas en áreas más secas (Lieberman Cruz y Pedrotti, 2006; Seibert, 1993; Weberbauer, 1945).

Las especies de *Kaunia* tienen un rol importante en los ecosistemas Andinos. *Kaunia longipetiolata*, por ejemplo, se ha encontrado dominando unidades específicas de vegetación en los Andes bolivianos cerca del límite con Perú. Las comunidades dominadas por esta especie han sido llamadas “*Kaunietum longipetiolatae*” (Seibert, 1993) y forman matorrales con arbustos de 3-5 m. El matorral de *Kaunia longipetiolata* se puede interpretar como una comunidad de borde del bosque andino de alisos. Allí donde este bosque, o bien solo el aliso, ha sido explotado, aparece *Kaunia longipetiolata* en su lugar como comunidad de reemplazo (Seibert, 1993). Ésta comunidad pareciera estar ligada a las aguas subterráneas de los valles de ríos y arroyos, como así también a los horizontes de manantiales (Seibert, 1993).

Por otro lado, la especie *Kaunia saltensis*, ha sido determinada como subdominantes o acompañante en formaciones vegetales tal como los bosques de aliso (*Alnus jorullensis* Kunth), así como también en los bosques de pino del cerro (*Podocarpus parlatorei* Pilg.) (Lieberman Cruz y Pedrotti, 2006; Malizia et al., 2012).

La única especie que alcanza su distribución más allá de los Andes es *Kaunia rufescens*. Esta especie es característica del Cerrado y la Mata Atlántica (Viera Barreto et al., 2016) y se ha encontrado en capoeiras y bordes de selvas, en altitudes de 350 a 700 m s.m. (Cabrera y Klein, 1989). En Argentina y Paraguay se ubica en selvas húmedas de la provincia fitogeográfica Paranaense. (Freire y Ariza Espinar, 2014), a diferencia de las restantes especies Andinas que habitan en la provincia fitogeográfica de las Yungas.

A su vez, las especies de *Kaunia* presentan una variación a lo largo del gradiente latitudinal y altitudinal en los Andes. Por ejemplo, en Argentina, las especies de *Kaunia*,

aunque se han encontrado a lo largo de todo el gradiente altitudinal de los bosques montanos subtropicales, aparentemente prefieren los ambientes entre los 1600 y 2100 m s.m. (Blundo et al., 2012; Malizia et al., 2012). El gradiente latitudinal, responde al mismo patrón encontrado en varias tribus de Asteraceae como Eupatorieae, las cuales, aunque distribuidas a lo largo de los bosques montanos andinos desde Venezuela a Argentina, presenta su mayor diversidad de especies en el norte de Bolivia (Funk et al., 1995).



Figura 28. Distribución geográfica del género *Kaunia*.

IX. ANÁLISIS CLADÍSTICO

1. Introducción

La subtribu Oxylobinae (tribu Eupatorieae) incluye, además de *Kaunia*, otros nueve géneros distribuidos desde el sur de Norteamérica hasta Sudamérica y concentrados, principalmente, en las tierras altas de México y los Andes (King y Robinson, 1987). Estudios filogenéticos basados en datos morfológicos y moleculares muestran a la subtribu Oxylobinae como relativamente basal dentro de la tribu Eupatorieae (Bremer, 1994; Ito et al., 2000; Robinson et al., 2009; Rivera et al., 2015). De acuerdo al análisis filogenético morfológico de Bremer (1994), la subtribu Oxylobinae es parafilética, aunque esta condición fue débilmente soportada y sólo fueron incluidos *Ageratina* y *Oxylobus* como representantes de la subtribu. Estudios filogenéticos más recientes basados en datos moleculares de Eupatorieae muestran a la subtribu Oxylobinae como hermana de la subtribu Trichocoroninae (Ito et al., 2000; Robinson et al., 2009). Sin embargo, estos análisis filogenéticos han incluido sólo a pocos miembros (uno o dos) de Oxylobinae.

Por otro lado, un análisis filogenético basado en datos moleculares más reciente (Rivera et al., 2015), muestra a tres de las especies de *Kaunia* (*K. saltensis*, *K. rufescens* y *K. lasiophthalma*) formando un grupo monofilético fuertemente soportado. Ningún otro género de la subtribu fue muestreado en dicho trabajo, ya que se enfocó principalmente en la radiación de las especies brasileras de Eupatorieae en el Cerrado y Bosque Atlántico. Sin embargo, en relación con las otras subtribus muestreadas, el género *Kaunia* se obtuvo relativamente basal dentro de la tribu Eupatorieae, en coincidencia con lo propuesto en estudios anteriores (Bremer, 1994; Ito et al., 2000; Robinson et al., 2009). Si bien sólo tres de las trece especies fueron muestreadas, *Kaunia* podría preliminarmente considerarse monofilético en base a los caracteres moleculares muestreados en el trabajo de Rivera et al. (2015).

Kaunia se diferencia de los otros géneros de la subtribu Oxylobinae por dos caracteres, los lóbulos de la corola no papilosos en su cara interna y el estilo uniforme, no ensanchado en la base (King y Robinson, 1987). Sin embargo, *Jaramilloa* comparte ambos caracteres con *Kaunia* y ambos géneros han sido considerados como estrechamente relacionados (King y Robinson, 1987). Dichos caracteres de corola y

estilo, además, son compartidos con otros géneros pertenecientes a la subtribu Critoniinae.

En los análisis cladísticos, la codificación de los caracteres cualitativos y cuantitativos ha sido ampliamente discutida por distintos autores (ver Sereno, 2007). Un problema particular de los caracteres cuantitativos es como tratar los datos de medición. Pimentel y Riggins (1987) plantearon que los caracteres continuos no presentan señal filogenética o que no miden homología. Por otro lado, varios estudios (por ejemplo, Rae, 1998; Wiens, 2001) han documentado la utilidad de los caracteres continuos en los análisis filogenéticos. Para llevar a cabo la filogenia morfológica en esta tesis se utilizaron tanto caracteres cualitativos como cuantitativos.

Los principales objetivos del análisis cladístico de *Kaunia* propuesto aquí son confirmar la monofilia del género basada en sus caracteres morfológicos, establecer sus relaciones filogenéticas con otros géneros de la subtribu Oxylobinae, y dilucidar el valor evolutivo de los caracteres morfológicos de *Kaunia* utilizados en la sistemática del grupo.

2. Materiales y métodos

Especies estudiadas. En el presente análisis se incluyeron 25 especies pertenecientes a siete géneros (Apéndice 1; seis, incluyendo *Kaunia*, pertenecientes a la subtribu Oxylobinae y uno perteneciente a la subtribu Piquerinae que se consideró como el grupo externo más distante). El muestreo incluyó a 12 especies de *Kaunia* como grupo interno. La especie *K. hosanensis* no pudo ser incluida en el análisis debido a la escasez de material disponible. Ejemplares determinados inicialmente como *K. arbuscularis* y *K. uber* se codificaron separadamente de aquellos pertenecientes a *K. longipetiolata* para evaluar si se encuentran filogenéticamente cercanos y confirmar, así, la sinonimia tratada anteriormente. Hasta el momento no existen estudios filogenéticos que hayan incluido a *Kaunia* junto a otros géneros de la subtribu Oxylobinae, por lo cual, se incluyeron varios géneros pertenecientes a dicha subtribu para evaluar su monofilia y las relaciones entre los mismos. El género colombiano *Jaramilloa* es considerado como posiblemente el más cercano a *Kaunia* por King y Robinson (1987) (basándose en la similitud morfológica de éstos géneros). De las dos especies que conforman el género (King y Robinson 1980a), en este análisis cladístico se analizó a *Jaramilloa hylibates*.

También se incluyó al género *Jaliscoa*, con cuatro especies de las cuales *J. pringlei* fue analizada. El género monoespecífico *Pachythamnus* fue incluido con *P. crassirameus* y el género *Oxylobus* (que da nombre a la subtribu) con cuatro de sus ocho especies: *O. adscendens*, *O. arbutifolius*, *O. glandulifer* y *O. oaxacanus*. Por último, *Ageratina* es el género con mayor número de especies dentro de la subtribu (con aproximadamente 250 especies) y está dividido en cinco grandes subgéneros. Para representar a éste género en el análisis cladístico se seleccionó material perteneciente a la especie tipo de cada subgénero: *A. anisochroma* (subg. *Klattiella*), *A. aromatica* (subg. *Ageratina*), *A. exsertovenosa* (subg. *Andinia*), *A. pentlandiana* (subg. *Apoda*), *A. wrightii* (subg. *Neoreenella*). Como grupo externo para enraizar se utilizó una especie de *Stevia* (*Stevia sanguinea*) como representante de la subtribu Piqueriinae.

Obtención y codificación de los caracteres. Para el análisis filogenético se tomaron datos de especímenes de los siguientes herbarios: CORD, CTES, F, GH, LP, MO, NY y SI (Thiers). En total, se midieron entre uno y 30 ejemplares por especie (Apéndice 2).

Las estructuras macroscópicas fueron observadas y medidas con regla a ojo desnudo. Para la observación de pubescencia, nerviación, detalles de flores, aquenios, y otros caracteres de mayor detalle, se utilizó una lupa binocular NIKON SMZ1000. Para observar las estructuras microscópicas, se recuperó el material re-hidratándolo, mediante hervor en microondas. Luego, el material fue aclarado utilizando hipoclorito de sodio al 50% y teñido con safranina diluida (2%) para mejorar el contraste de las estructuras. Posteriormente, fue montado en un medio de glicerina y observado en microscopio NIKON Eclipse E2000. La descripción del margen y forma de las hojas y filarios se realizó siguiendo la terminología de Harris y Harris (1994). La terminología empleada en la descripción de tricomas fue la utilizada según Ramayya (1962). Los tricomas llamados en este análisis como “vesiculares” se refieren al tipo glandular biseriado subtipo β . Los tricomas llamados como “no vesiculares” corresponden a los tipos glandulares biseriado simple subtipo α y uniseriado. Se siguió la terminología de Small (1919) para la descripción de los tipos de elementos del papus.

Para cada especie, se codificaron un total de 40 caracteres morfológicos que se consideraron relevantes en la evolución y relaciones del grupo en estudio (Tabla 11). Del total de caracteres, 28 correspondieron a caracteres florales y 12 a vegetativos. Ya que la mayoría de las especies de *Kaunia* son arbustos-árboles de hasta 5m, la obtención de caracteres vegetativos de tallos y hojas inferiores en material de herbario es

prácticamente imposible debido a la ausencia de estas estructuras en los especímenes. A su vez, del total de caracteres estudiados, 30 fueron codificados como cualitativos, 17 binarios y 13 multiestado (3-6 estados) (Tabla 13). Todos los caracteres fueron tratados como no-aditivos y de igual peso. Cuando una terminal presentó más de un estado de carácter para el mismo carácter se codificó como polimórfico.

Los restantes 10 caracteres se analizaron como cuantitativos (cuatro discretos y seis continuos) (Tabla 12). Se ha indicado que la codificación de la variación cuantitativa como caracteres cuantitativos continuos podría ser preferible a la codificación cualitativa. Potencialmente, ésta forma de codificación podría resolver problemas comunes en las filogenias morfológicas tales como la definición vaga de los caracteres y la delimitación arbitraria de estados de carácter (Wiens, 2001). Por lo tanto, en éste análisis, los caracteres continuos se analizaron como tales, sin discretizar. Goloboff et al. (2006) propuso el análisis de caracteres continuos mediante la asignación a cada terminal de un rango que va desde la media menos el valor de un desvío estándar hasta la media más el valor de un desvío estándar, dado distribuciones normales. Como los caracteres continuos o merísticos son mejor tratados como aditivos, se implementaron en el programa TNT los algoritmos de Farris (1970) y Goloboff (1993) para la optimización. Se estandarizaron los caracteres para asegurar la contribución equitativa de los caracteres y para prevenir que los caracteres con valores extremadamente altos ejerzan mayor influencia que aquellos que presentar valores menores (Donato, 2011). El valor estandarizado de una observación es el número de unidades de desvío estándar, por arriba o por debajo de la media y se calcula restando el valor de la media al valor de la observación y luego dividiéndolo por el desvío estándar (Sokal, 1961). Debido al proceso de estandarización, los caracteres con valores por debajo de la media presentan signos negativos y por lo tanto no pueden ser analizados. Para evitar este problema, la matriz estandarizada fue transformada con la adición de un valor constante de 3 para asegurar que todos los valores de los caracteres tengan signo positivo (Donato, 2011). Los caracteres cuantitativos discretos fueron analizados como no-aditivos y los cuantitativos continuos como aditivos. Los caracteres inaplicables o de los cuales no se pudieron obtener datos fueron codificados como datos faltantes “?”.

Tabla 11. Caracteres analizados y sus correspondientes estados de carácter. Los primeros diez caracteres son cuantitativos analizados como tales y por lo tanto no tienen estados de carácter establecidos a priori.

Carácter	Estados de carácter
1. Largo del pecíolo (en cm)	-
2. Porcentaje de superficie abaxial de la lámina cubierta de tricomas tectores	-
3. Porcentaje de superficie adaxial de la lámina cubierta de tricomas tectores	-
4. Largo de hoja (cm)	-
5. Ancho de hoja (cm)	-
6. Número de brácteas del pedúnculo floral	-
7. Número de flores del capítulo	-
8. Número de filarios por capítulo	-
9. Largo máximo de elementos del papus	-
10. Número de elementos del papus(cerdas-páleas-pajitas)	-
11. Forma de hoja	0. Ovado-lanceolada 1. Ovado-deltóidea 2. Ovado-rómbica 3. Ovada 4. Ovado-elíptica 5. Obovada
12. Forma de base de hoja	0. Cuneado-redondeada 1. Cuneada 2. Truncada 3. Truncado-acorazonada
13. Forma del ápice de la hoja	0. Agudo 1. Acuminado 2. Obtuso
14. División del margen de la hoja	0. Aserrado 1. Crenado 2. Ondulado 3. Entero
15: Presencia y tipo de tricomas glandulares en cara abaxial de la lámina	0. Vesiculares 1. No vesiculares 2. Ausentes
16: Presencia y tipo de tricomas glandulares en cara adaxial de la lámina	0. Vesiculares 1. No vesiculares

17. Tipo de nerviación	2. Ausentes 0. Trinervada 1. Pentanervada 2. Pinnatinervada
18. Forma del involucro	0. Acampanado 1. Cilíndrico
19. Margen de los filarios	0. Fimbriado 1. Entero
20. Tricomas glandulares en filarios	0. Presentes 1. Ausentes
21. Pubescencia de los filarios (tricomas simples uniseriados)	0. Pubescentes 1. Glabros
22. Tipo de tricomas glandulares en filarios	0. Vesiculados 1. No vesiculados
23. Paleas del receptáculo	0. Ausentes 1. Presentes
24. Forma de la corola	0. Campanulada 1. Tubuloso-infundibuliforme 2. Infundibuliforme
25. Presencia de tricomas simples uniseriados en superficie externa de corola	0. Presentes 1. Ausentes
26. Presencia de tricomas glandulares en la superficie externa de los lóbulos de la corola	0. Presentes 1. Ausentes
27. Tipo de pelo glandular en la superficie externa de los lóbulos de la corola	0. Vesiculares 1. No vesiculares
28. Superficie interna de los lóbulos de la corola	0. Papiloso-mamilosa 1. Lisa
29. Forma de la base del estilo	0. Ensanchada (con nodo basal) 1. No ensanchada (sin nodo basal)
30. Presencia de nectario basal en el que se inserta el estilo	0. Ausente 1. Presente
31. Presencia de tricomas glandulares en ramas del estilo	0. Ausentes 1. Presentes
32. Posición de los tricomas glandulares en las ramas del estilo	0. Cara interna 1. Cara externa
33. Forma del collar anteral	0. Ensanchado 1. Uniforme
34. Forma de las células del collar anteral	0. Rectangulares 1. Cuadrangulares 2. Las de la base cuadrangulares y las del ápice rectangulares
35. Tipo de elementos del papus	0. Aristas cortas 1. Páleas 2. Fusionados en una corona 3. Setas largas
36. Anillo en base de papus	0. Formado por 5-10 hileras de células

37. Presencia de tricomas glandulares en cipselas	1. Formado por 15-25 hileras de células 0. Ausentes 1. Presentes
38. Pubescencia de cipselas (Tricomas gemelos)	0. Pubescentes 1. Glabras
39. Posición de los tricomas gemelos en la cipsela	0. Sobre costillas y base 1. Sobre el ápice 2. En toda la superficie
40. Forma del carpopodio	0. Anular 1. Cilíndrico 2. Forma de tapón

Análisis filogenético. El análisis cladístico o de Máxima Parsimonia fue realizado en el programa TNT v. 1.5 (Goloboff y Catalano, 2016). Los cladogramas fueron generados a través de una búsqueda heurística utilizando 1000 secuencias de adición al azar (RAS-Random Addition Sequences) sometidas al algoritmo Tree Bisection and Reconnection (TBR), guardando 10 árboles en cada repetición, y utilizando “randomseed”=0. Se calculó el Índice de Consistencia (CI) (Kluge y Farris, 1969) y el Índice de Retención (RI) (Farris, 1989) utilizando “scripts” en el programa TNT. El IC estima el grado de homoplasia del árbol, valores cercanos a 1 indican ausencia de homoplasia, valores cercanos a 0 indican elevada homoplasia. El RI es una estimación de la cantidad de sinapomorfías esperadas de los datos que son retenidas en el árbol. Los valores de soporte de cada clado se obtuvieron mediante el análisis de Jackknife symmetric resampling usando 1000 réplicas y una búsqueda de árboles de 10 RAS sumado a TBR, guardando 10 árboles por réplica. Para analizar la evolución de los caracteres cualitativos a lo largo del árbol, se utilizó el programa WinClada (Nixon, 2002).

Tabla 12. Matriz de datos morfológicos cuantitativos (con sus rangos estandarizados).

Espece Nº carácter	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Stevia sanguinea</i>	2,015-2,840	4,496-4,813	6,898-7,514	2,072-3,238	1,919-2,889	2,583-2,583	1,651-?	0.430	1.439	1.560
<i>Ageratina anisochroma</i>	2,126-2,231	2,273-2,273	2,582-2,582	2,946-3,723	2,434-3,041	2,583-3,234	2,575-?	1.763	2.533	3.417
<i>Ageratina aromatica</i>	2,071-2,287	3,225-3,861	4,123-4,432	1,975-2,946	2,283-3,041	2,583-3,234	2,113-?	1.497	2.959	5.274
<i>Ageratina exsertovenosa</i>	2,292- 3,228	2,273-2,273	2,582-2,582	2,364-3,335	2,434-3,192	1,932-1,932	1,651-1,805	2.296	3.567	3.771
<i>Ageratina pentlandiana</i>	2,569-2,840	2,273-2,273	2,582-2,582	2,169-2,946	2,131-2,586	2,583-3,886	2,421-2,652	3.363	3.871	3.948
<i>Ageratina wrightii</i>	2,181-2,287	2,590-2,749	3,014-3,199	1,781-1,975	1,980-2,283	2,583-3,234	2,267-2,421	2.563	3.384	3.064
<i>Jaliscoa pringlei</i>	2,292-2,840	2,304-2,590	2,582-2,644	2,752-5,083	2,738-5,162	2,583-3,234	2,421-2,961	2.030	1.256	1.207
<i>Jaramilloa hylibates</i>	3,677-3,948	4,496-4,813	2,582-2,582	2,946-4,695	2,738-4,253	2,583-3,234	2,344-2,807	4.429	2.655	3.948
<i>Pachythamnus crassirameus</i>	3,234-4,225	2,273-2,273	2,582-2,582	2,519-3,607	3,222-4,980	2,583-3,886	2,113-2,421	2.829	3.871	3.241
<i>Oxylobus adscendens</i>	2,015-2,840	2,336-2,432	2,582-2,582	2,364-2,655	2,040-2,283	1,932-1,932	3,577-3,962	3.629	1.439	1.560
<i>Oxylobus arbutifolius</i>	2,015-2,010	2,336-2,432	2,582-2,582	1,878-2,169	1,980-2,192	1,932-1,932	2,807-4,347	2.829	1.439	1.560
<i>Oxylobus glandulifer</i>	2,237-2,785	2,336-2,432	2,582-2,644	2,014-2,208	2,131-2,313	1,932-1,932	5,118-7,044	4.162	1.439	1.560
<i>Oxylobus oxacanus</i>	2,015-2,121	2,273-2,273	2,582-2,582	1,878-2,072	1,950-2,101	1,932-1,932	2,267-2,344	1.763	1.317	1.207
<i>Kaunia arbuscularis</i>	3,677-5,333	4,655-4,972	2,890-3,199	3,821-4,889	3,950-4,708	2,583-3,886	2,575-3,269	3.629	3.749	3.329
<i>Kaunia camataquiensis</i>	2,569-3,394	2,273-2,273	2,582-2,582	2,266-3,432	2,283-3,495	2,583-4,537	2,884-3,577	3.096	4.175	3.417
<i>Kaunia endyta</i>	2,458-3,117	4,813-5,131	4,123-4,432	2,402-3,821	2,616-3,495	2,583-3,234	3,192-4,733	4.429	3.567	3.329
<i>Kaunia eucosmoides</i>	2,846-3,671	2,273-2,273	2,582-2,582	2,558-3,918	2,434-3,647	2,583-4,537	3,038-3,423	3.096	3.567	2.887
<i>Kaunia gynoxymorpha</i>	2,901-3,671	2,336-2,432	2,582-2,582	3,044-4,403	2,798-4,253	2,583-3,234	3,423-4,193	4.429	3.384	3.329
<i>Kaunia ignorata</i>	2,292-2,397	2,273-2,273	2,582-2,582	2,169-2,461	2,131-2,434	2,583-3,886	?-?	2.296	3.263	3.241
<i>Kaunia lasiophthalma</i>	2,569-4,779	2,463-4,178	2,582-2,890	2,461-4,403	2,434-4,647	2,583-4,537	2,421-3,577	3.896	4.175	3.329
<i>Kaunia longipetiolata</i>	3,123-5,887	3,543-4,178	2,890-3,815	2,849-4,598	2,889-4,405	2,583-4,537	2,421-3,192	3.363	3.384	3.329
<i>Kaunia pachanoi</i>	2,015-2,010	2,273-2,273	2,582-2,582	1,781-1,975	1,950-2,131	3,234-7,142	2,036-2,498	3.096	3.871	3.506
<i>Kaunia rufescens</i>	3,123-5,056	3,067-4,655	2,582-2,767	2,558-4,792	3,041-5,465	2,583-3,886	2,807-4,193	3.096	3.567	3.064
<i>Kaunia saltensis</i>	2,569-3,782	2,273-2,273	2,582-2,582	2,169-3,529	2,131-3,707	2,583-4,537	2,421-3,038	3.363	3.567	3.417
<i>Kaunia uber</i>	3,788-5,610	3,543-4,337	2,705-3,199	3,918-5,472	3,495-5,162	2,583-3,886	2,575-3,423	3.629	3.567	3.506

Tabla 13. Matriz de datos morfológicos cualitativos con sus estados para cada especie

Especie \ N° caracter	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40
<i>Stevia sanguinea</i>	0	[03]	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ageratina anisochroma</i>	0	1	0	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	2	3	1	0	0	0	1
<i>Ageratina aromatica</i>	1	3	0	0	2	2	0	1	0	1	0	?	0	0	0	1	?	0	0	1	1	0	1	1	3	0	0	0	0	1
<i>Ageratina exsertovenosa</i>	4	1	0	1	2	2	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	2	3	0	1	1	?	1
<i>Ageratina pentlandiana</i>	4	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	1	1	1	0	1	2	3	0	1	1	?	1
<i>Ageratina wrightii</i>	1	[13]	0	[23]	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1	1	0	0	2	3	0	0	0	2	2
<i>Jaliscoa pringlei</i>	3	1	1	0	2	2	0	1	0	0	0	0	1	2	1	1	?	0	0	1	1	0	1	?	2	1	0	0	1	0
<i>Jaramilloa hylabates</i>	4	3	0	1	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	2	3	1	0	0	0	1
<i>Pachythamnus crassirameus</i>	1	2	1	2	2	2	0	0	0	1	1	1	0	2	1	1	?	0	1	1	0	?	0	1	3	0	0	1	?	1
<i>Oxylobusa descendens</i>	5	1	0	1	1	1	2	1	1	0	1	1	0	0	1	1	?	0	0	1	0	?	1	1	1	1	0	0	[01]	0
<i>Oxylobus arbutifolius</i>	4	2	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	?	1	1	1	1	0	0	[01]	0
<i>Oxylobus glandulifer</i>	0	1	2	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	?	1	1	1	1	0	0	2	0
<i>Oxylobus oaxacanus</i>	4	1	2	3	1	1	2	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	?	1	1	2	1	0	0	0	0
<i>Kaunia arbuscularis</i>	[03]	[01]	1	[02]	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	1	0	0	1	1	1	1	0	1	2	3	0	1	0	0	1
<i>Kaunia camataquiensis</i>	2	1	1	[03]	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	1	0	0	1	1	1	1	0	1	2	3	0	1	0	0	2
<i>Kaunia endyta</i>	3	0	0	2	0	0	2	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	2	3	1	1	1	?	2
<i>Kaunia eucosmoides</i>	0	0	1	2	2	2	2	1	0	0	0	0	0	2	1	0	0	1	1	1	1	0	1	2	3	1	1	0	0	2
<i>Kaunia gynoxymorpha</i>	3	[12]	0	[13]	0	0	2	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	?	1	2	3	1	1	1	?	1
<i>Kaunia ignorata</i>	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	1	0	0	1	1	1	1	0	1	2	3	?	1	0	0	2
<i>Kaunia lasiophthalma</i>	[02]	[01]	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	1	0	0	1	1	1	1	0	1	2	3	0	1	1	?	1
<i>Kaunia longipetiolata</i>	3	0	1	[02]	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	1	0	0	1	1	1	1	0	1	2	3	0	1	0	?	1
<i>Kaunia pachanoi</i>	4	[01]	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	1	0	0	1	1	1	1	0	1	2	3	0	1	1	?	2
<i>Kaunia rufescens</i>	2	0	1	[01]	0	0	[01]	1	0	0	0	0	0	2	1	0	0	1	1	1	1	0	1	2	3	0	1	0	0	1
<i>Kaunia saltensis</i>	0	0	[01]	[01]	2	2	0	1	0	0	0	0	0	2	1	0	0	1	1	1	0	?	1	2	3	0	1	0	0	2
<i>Kaunia uber</i>	[03]	1	1	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	1	0	0	1	1	1	1	0	1	2	3	0	1	0	0	1

3. Resultados

Como resultado del análisis cladístico se obtuvieron dos árboles más parsimoniosos, con un largo de 171 pasos, un valor de CI= 0.44 y un valor de RI= 0.61. El único clado que presentó valores mayores a 50 de Jackknife symmetric resampling fue el correspondiente a las cuatro especies de *Oxylobus* con un valor de 98, y el clado formado por *O. arbutifolius*, *O. glandulifer* y *O. adscendens* con un valor de 71. Las especies de *Oxylobus* se recobraron en un clado hermano a todo el resto de los géneros. La variación entre los dos árboles obtenidos se dio en la posición de *Jaliscoa pringlei*. En uno de los árboles, ésta especie se encuentra como hermana de *Oxylobus* (soportado por la ausencia de tricomas simples en la superficie externa de la corola, carácter 26 / estado 1) (Fig. 28 y Fig. 29) y en el otro se encuentra basal al clado formado por todos los otros géneros (soportado por la presencia de tricomas glandulares en las ramas del estilo, 31/ 1). Las especies de *Ageratina* estudiadas no formaron un grupo monofilético, lo cual podría deberse a que es un género muy numeroso que necesita mayor muestreo. *Pachytamnus crassirameus* se obtuvo como especie hermana de *Ageratina wrightii*, clado soportado por 24 elementos del papus (carácter 10), el margen de la hoja ondulado (carácter 14/2) y el collar anteral ensanchado (33/1). La especie obtenida como hermana del género *Kaunia* fue *Ageratina pentlandiana* (perteneciente al subgénero *Apoda*). El género *Kaunia* podría reconocerse como monofilético si se incluye a *Jaramilloa hylibates* dentro del grupo. Las sinapomorfías que definen a este clado (*Kaunia* + *Jaramilloa*) son la ausencia de tricomas simples en la superficie externa de la corola (25/1) y la superficie interna de los lóbulos de la corola lisos (28/1) (Figura 29).

En cuanto a las relaciones de las especies de *Kaunia*, se obtuvieron 3 linajes basales independientes, formados por *K. pachanoi*, *K. lasiophthalma* y *K. camataquiensis* respectivamente. Luego se diferencian dos clados, uno formado por *K. ignorata*, *K. eucosmoides* y *K. saltensis* (Clado I, Fig. 29), definidos por la sinapomorfía forma de hoja ovado- lanceolada (11/0). El otro clado (Clado II, Fig. 29) se encuentra formado por las restantes especies de *Kaunia*, definidas por tres caracteres cuantitativos: pecíolos de 2-3 cm (carácter 1), 25-65% de superficie abaxial de la lámina cubierta de tricomas tectores (carácter 2) y 4-5,5 cm de ancho de hoja (carácter 5). Dentro del Clado I, *K. ignorata* se obtuvo como hermana de las otras dos especies, siendo el clado *K. saltensis*

y *K. eucosmoides* definido por la ausencia de tricomas glandulares tanto en la cara adaxial (15/2) como abaxial de la lámina (16/2). Dentro del Clado II, *K. rufescens* resultó hermana de las otras especies.

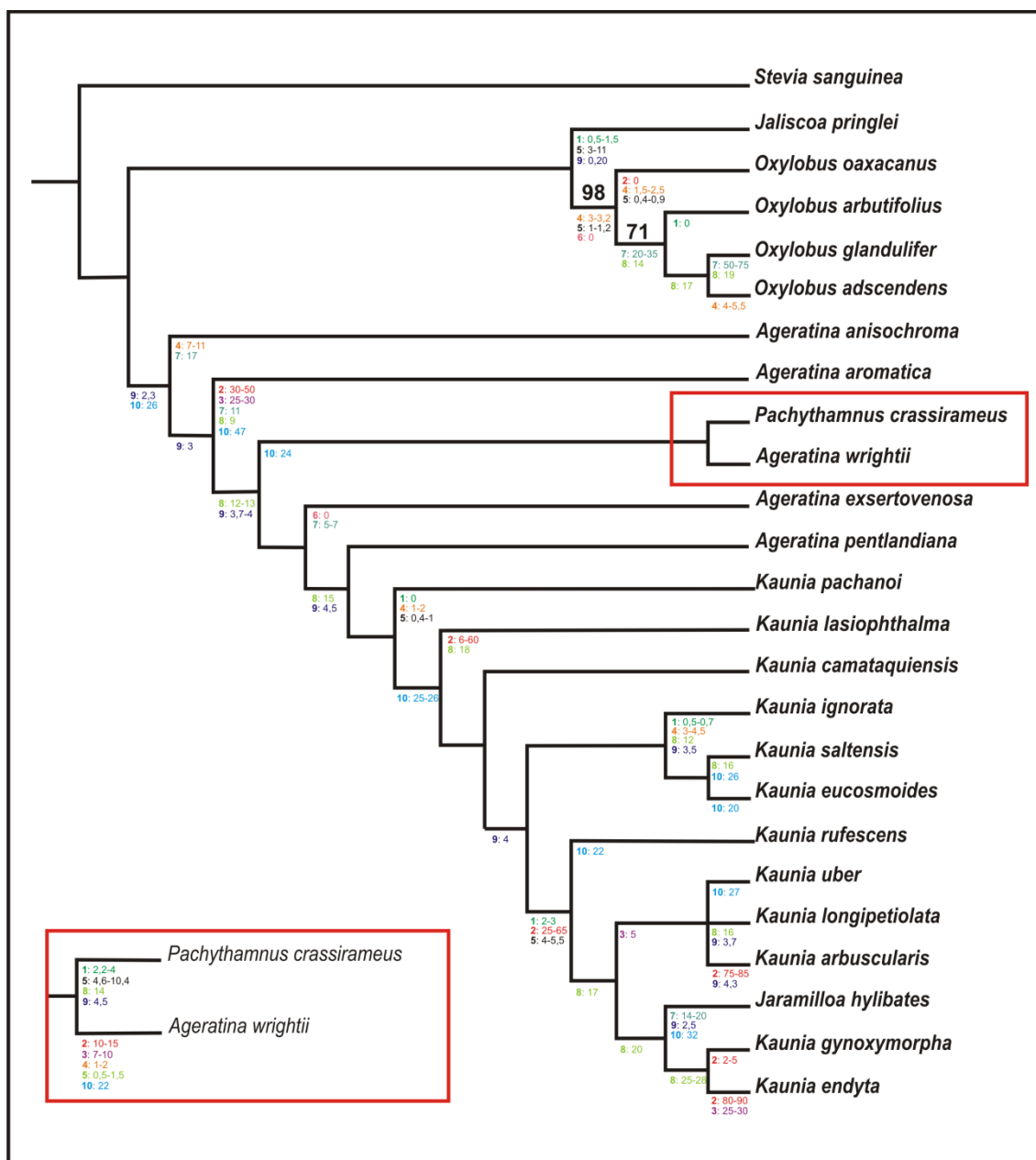


Figura 28. Uno de los dos árboles más parsimoniosos mostrando los caracteres cuantitativos. Los caracteres y sus estados se muestran debajo de las ramas. Los caracteres cuantitativos fueron transformados de sus valores estandarizados a los valores originales para una mejor comprensión. Los números en negrita sobre las ramas corresponden a los valores de Jackknife symmetric resampling.

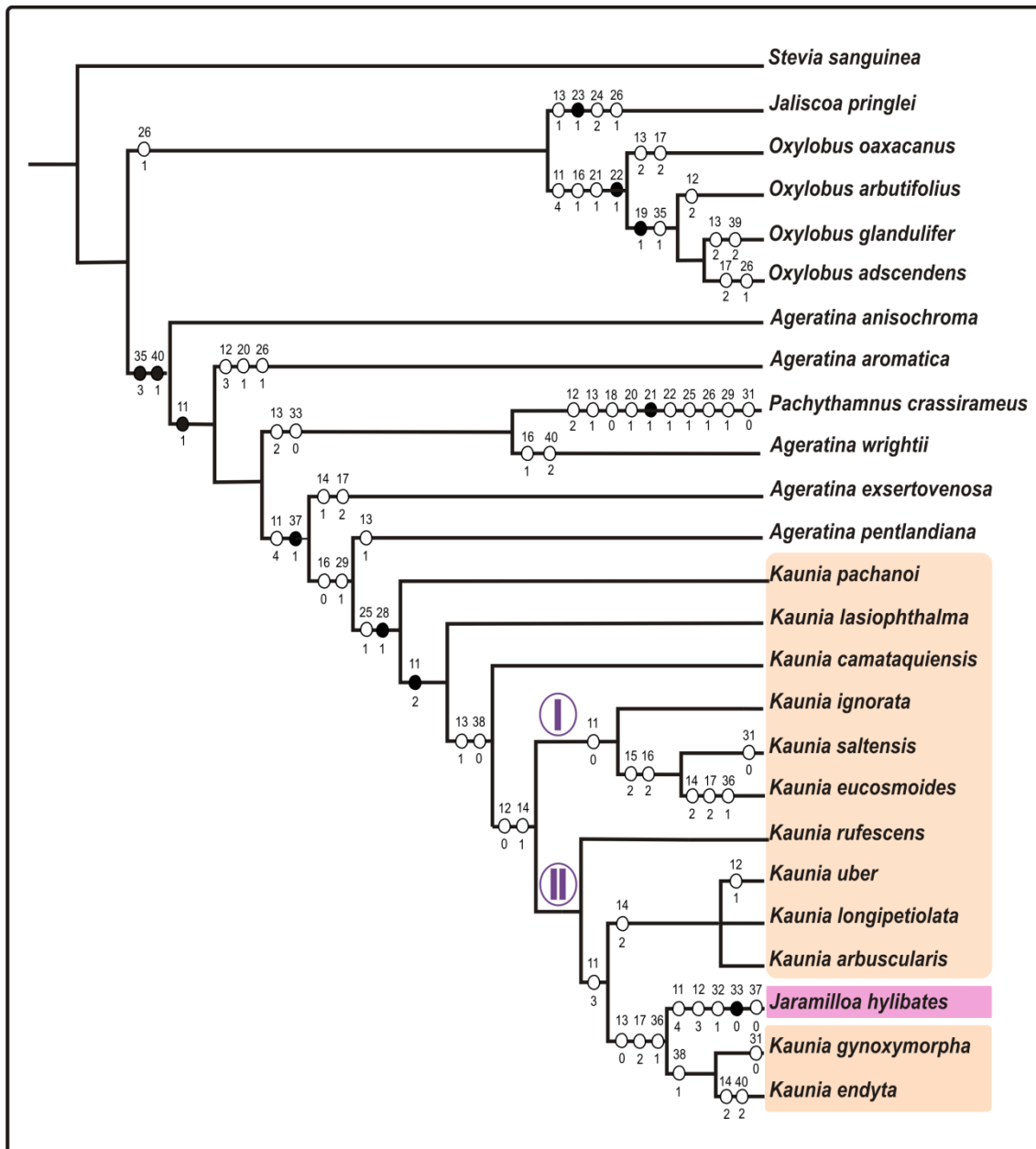


Figura 29. Uno de los dos árboles más parsimoniosos mostrando los caracteres cualitativos. Los círculos negros indican sinapomorfías y los blancos homoplasias. Los números sobre los círculos indican el número de carácter y los números debajo de los círculos indican el estado de carácter acorde a la Tabla 11. Los números romanos representan los números de clado indicados en el texto.

Las especies consideradas como sinónimos por los análisis anteriores en esta tesis (*K. longipetiolata*, *K. uber* y *K. arbuscularis*) se recobraron en una tricotomía definida por un 5% de superficie adaxial de la lámina cubierta de tricomas tectores (carácter 3). Por último, *Jaramilloa hylibates* resultó ser la especie hermana del clado *K. endyta* y *K.*

gynoxymorpha, bajo las siguientes sinapomorfías: 20 filarios (carácter 8), ápice de lámina agudo (13/0), tipo de nerviación pinnatinervada (17/2) y anillo en base de papus (callo) grueso (36/1). El clado *K. endyta* y *K. gynoxymorpha* se encuentra definido por 25-28 flores por capítulo (carácter 7) y cipselas glabras (38/1).

4. Discusión

Relaciones entre Kaunia y los otros géneros de la subtribu Oxylobinae

Como resultado del análisis cladístico, se confirman las relaciones estrechas entre *Kaunia* y *Jaramilloa*, aunque ambos géneros constituyen, según este estudio, un grupo derivado dentro de la tribu Oxylobinae. King y Robinson (1987) mencionaron que *Jaramilloa* sería el género más cercanamente relacionado a *Kaunia* y que ambos representarían una divergencia temprana en Sudamérica dentro de la subtribu Oxylobinae. A diferencia de lo sugerido por King y Robinson (1987), el clado formado *Kaunia* + *Jaramilloa* aparece como derivado en el presente análisis. Los caracteres que soportan al grupo formado por estos dos géneros son la ausencia de tricomas simples en la superficie externa de la corola y la superficie interna de los lóbulos de la corola lisos. De estos caracteres, solo el último es único de los dos géneros en cuestión, ya que la ausencia de tricomas simples en la superficie externa de la corola también está presente en el resto de los géneros menos en *Ageratina* (Figura 30, A y B).

En cuanto al grupo hermano de *Kaunia* + *Jaramilloa* propuesto por este estudio, la especie *Ageratina pentlandiana* fue la más cercanamente relacionada. Esta especie pertenece a *Ageratina* subg. *Apoda*, el cual se caracteriza por la falta de engrosamiento en la base del estilo (carácter solo encontrado en este subgénero dentro de *Ageratina*). *Ageratina pentlandiana*, además, coexiste con las especies de los Andes Centrales de *Kaunia* ya que se encuentra restringida a Perú y Bolivia. También con distribución andina en Perú y Ecuador, *Ageratina exsertovenosa* aparece relacionada a *Kaunia* pero no tan cercanamente como *Ageratina pentlandiana*.

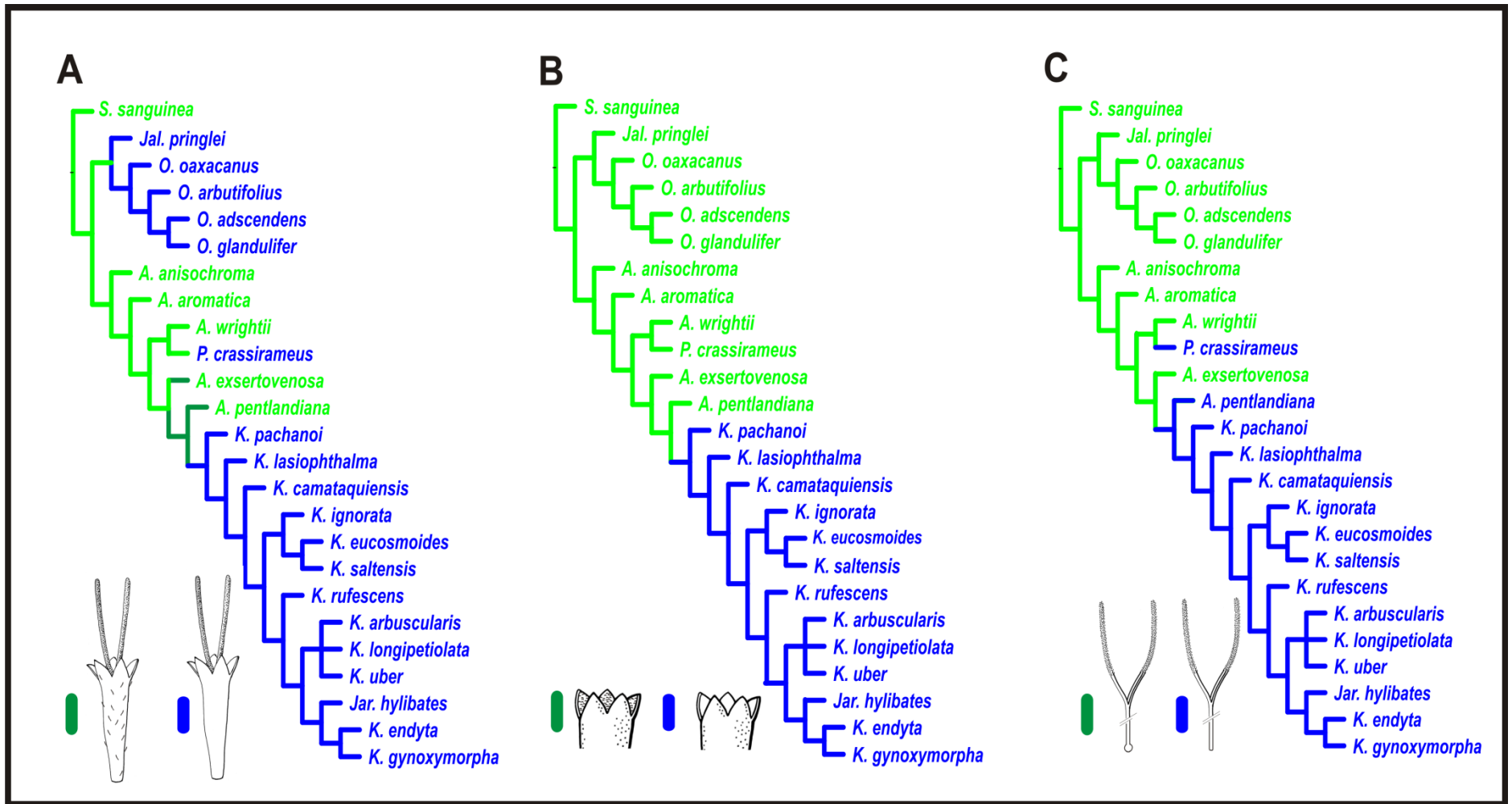


Figura 30. Evolución de caracteres diagnósticos del género *Kaunia*. A. Presencia de tricomas simples uniseriados en superficie externa de la corola (Verde: presencia, Azul: ausencia); B. Superficie interna de los lóbulos de la corola (Verde: Papiloso-mamilosa, Azul: Lisa); C. Forma de base del estilo (Verde: Ensanchada [con nodo basal], Azul: No ensanchada [sin nodo basal]). Abreviaciones: A.: *Ageratina*, Jal.: *Jaliscoa*, Jar.: *Jaramilloa*, K.: *Kaunia*, O.: *Oxylobus*, P.: *Pachytamnus*, S.: *Stevia*.

Los géneros *Pachytamnus*, *Oxylobus* y *Jaliscoa* no resultaron tan cercanamente relacionados a *Kaunia* en el análisis cladístico aquí realizado. Por otro lado, la especie representativa del género *Pachytamnus* (*P. crassirameus*) se obtuvo hermana de la especie *Ageratina wrightii* (especie tipo representante del subg. *Neogreenella*). King y Robinson (1972), en el trabajo de descripción del género *Pachytamnus*, elevan a nivel de género la especie *Ageratina crassiramea*, perteneciente en ese momento a un subg. monotípico de *Ageratina* llamado *Pachytamnus*, y establecen que el nuevo género se encuentra cercanamente relacionado a *Ageratina*, más específicamente a las especies del subg. *Neogreenella*, debido al tipo de carpopodio. Aunque basado en otros caracteres y con un muestreo limitado de especies de *Ageratina*, el análisis cladístico aquí realizado confirma la relación cercana entre *P. crassirameus* y *A. wrightii* (especie tipo del subg. *Neogreenella*) propuesta por King y Robinson (1972).

Relaciones entre Kaunia y Jaramilloa

El género *Kaunia* se obtuvo como parafilético en este análisis. La especie estudiada como representante del género *Jaramilloa* (*J. hylibates*), se obtuvo anidada dentro de *Kaunia*, hermana de *K. endyta* y *K. gynoxymorpha*.

Desde su descripción original, King y Robinson (1987) ubicaron a *Jaramilloa* dentro de la subtribu Oxylobinae, y sugirieron su relación cercana con *Kaunia*. Ambos géneros representan elementos Sudamericanos que se diferencian de los otros miembros de la subtribu por presentar las bases de los estilos rectas (no engrosadas) y la superficie interna de los lóbulos de la corola lisa. También King y Robinson (1987) plantean que es más fácil reconocer a *Jaramilloa* como miembro de Oxylobinae que a *Kaunia*, debido a sus corolas campanuladas “superficialmente” similares a aquellas típicas de *Ageratina*.

Sin embargo, plantean que la relación dentro de la subtribu sería más cercana a *Kaunia* por los caracteres antes mencionados.

Como se mencionó antes, el género *Jaramilloa* incluye dos especies: *J. hylibates* y *J. sanctae-martae* R. King y H. Rob. Ambas presentan una pubescencia distintiva en tallos y hojas diferentes a todos los otros géneros de la subtribu. Los tricomas son amarillentos y presentan muchas células cortas y anchas de paredes finas en una sola serie, luciendo granulares debido a su forma corta y robusta. Este último carácter define sólo al género *Jaramilloa* y podría interpretarse como una autapomorfía del mismo. Las especies de *Jaramilloa* presentan una distribución restringida al norte de Colombia. En los dos árboles más parsimoniosos obtenidos en este estudio, el linaje *Jaramilloa hylibates* muestra una serie de cambios exclusivos de esta especie. Si bien *J. hylibates* se obtuvo anidada en *Kaunia*, el alto número de cambios podría implicar una diferenciación independiente de las otras especies de *Kaunia*, si es que se confirma su inclusión en este género.

Por otro lado, como se mencionó anteriormente, los caracteres de corola y estilo que son compartidos entre *Kaunia* y *Jaramilloa*, también lo son con otros géneros de la subtribu Oxylobinae (Figura 30 A y C) y con géneros de la subtribu Critoniinae. Según King y Robinson (1980a, 1980b, 1987) estos caracteres compartidos podrían ser considerados plesiomórficos o bien representar reversiones de caracteres presentes, por ejemplo, en otras Oxylobinae como *Ageratina* Spach. (King y Robinson, 1980; King y Robinson, 1987). Sin embargo, el análisis filogenético realizado por Rivera et al. (2015), muestra que la subtribu Critoniinae circumscripta como tal en la actualidad es polifilética. Sumado a esto, en dicho estudio, ninguno de los géneros considerados actualmente dentro de la subtribu Critoniinae se obtuvo en dicho análisis cercanamente relacionado al género *Kaunia*. Por lo tanto, una relación cercana entre *Kaunia* y las especies de Critoniinae, no estaría sustentada, a priori, por datos moleculares. Independientemente, la similitud en ciertos caracteres morfológicos podría ser producto de una evolución paralela en ambos grupos. Futuros estudios, que se enfoquen principalmente en esta problemática, que incluyan a la especie faltante de *Jaramilloa* (*J. sanctae-martae*), a representantes de las Critoniinae con caracteres morfológicos en común con *Kaunia* y *Jaramilloa* y principalmente que se basen en datos moleculares son necesarios para confirmar la relación entre *Kaunia* y *Jaramilloa* y proponer una posible sinonimia de estos dos géneros. Sin embargo, el presente análisis filogenético de

Kaunia brinda herramientas útiles para la posterior resolución taxonómica de esta cuestión.

Relaciones entre las especies de Kaunia

Dentro del clado que incluye a las especies de *Kaunia*, *K. pachanoi* resultó ser la más basal del grupo. Esta especie es la que presenta la distribución más al norte del género (centro de Ecuador y Colombia) y según King y Robinson (1987) difiere de las otras especies por el relativamente bajo número de flores por capítulo (10-16) y por sus pequeñas hojas elípticas casi sésiles. Si bien comparte los caracteres diagnósticos con el resto de las especies de *Kaunia*, *K. pachanoi* presenta una morfología foliar inusual dentro del género, y esto podría asociarse también al ambiente donde se encuentra. En efecto, esta especie se encuentra restringida al bosque andino alto hasta el páramo seco (2000-3500 m s.m.), hábitat que no comparte con ninguna de las otras especies de *Kaunia*.

En los dos árboles más parsimoniosos obtenidos en el análisis se confirma la sinonimia propuesta por Robinson y Holmes (2008) de *K. longipetiolata*, *K. uber* y *K. arbuscularis*, que se obtuvieron en un clado separado conformando un tricotomía. Los caracteres que definieron a este clado fueron vegetativos, al igual que en el análisis estadístico (superficie cubierta de tricomas tectores en cara adaxial de la lámina) realizado en este mismo trabajo de tesis (Capítulo V). Robinson y Holmes (2008) plantean que hay una variación continua de los caracteres morfológicos de estas especies a lo largo de un gradiente latitudinal y que aquellos colectados más al norte presentan más flores por capítulo, corolas consistentemente más blancas y filarios más largos. Estas características varían gradualmente hacia el sur y, según Robinson y Holmes (2008), no es posible establecer hiatos que permitan distinguir a las especies en cuestión. Los resultados del análisis filogenético y del análisis estadístico morfológico (PCA y DA) anteriormente descritos en el capítulo IV, confirman las observaciones de Robinson y Holmes (2008).

Los caracteres cuantitativos permitieron observar algunos patrones dentro de las especies de *Kaunia*. En cuanto a la pubescencia de las hojas, sobre todo en la cara abaxial, se puede observar un aumento del porcentaje de superficie cubierta en las especies más derivadas (*K. rufescens*, *K. longipetiolata*, *K. uber*, *K. arbuscularis*, *K. endyta* y *Jaramilloa hylibates*), mientras que las hojas glabras o subglabras están presentes en las especies más basales (*K. pachanoi*, *K. camataquiensis*, *K. Ignorata*, *K.*

eucosmoides y *K. saltensis*). Además, también se observa un aumento general del ancho de las hojas en las especies más derivadas, las cuales, a su vez, representan las características más distintivas de *Kaunia* según King y Robinson (1987) (especies con hojas más anchas con pecíolos distinguibles). De los resultados obtenidos podría inferirse que ciertos caracteres morfológicos muy relacionados con el ambiente (tales como grado de pubescencia o ancho de las hojas) habrían sido claves para la diversificación de *Kaunia*. Por otro lado, estos mismos caracteres que en otros casos podrían representar sólo variaciones fenotípicas dentro de una especie, estarían exponiendo una diversificación potencial reciente de *Kaunia* ya que es usualmente sobre este tipo de caracteres donde la presión de selección del ambiente actúa inicialmente. Estudios moleculares preliminares llevados a cabo en este trabajo de tesis (Capítulo V) confirman la reciente diversificación de *Kaunia* ya que distintos marcadores moleculares han mostrado una escasa o ausente distancia genética entre especies.

Como se mencionó anteriormente el único clado que presentó valores mayores a 50 de Jackknife symmetric resampling fue el correspondiente a las cuatro especies de *Oxylobus* con un valor de 98, y el clado formado por *O. arbutifolius*, *O. glandulifer* y *O. adscendens* con un valor de 71. El resto de los grupos obtenidos en el análisis obtuvieron un bajo valor de Jackknife symmetric resampling (<50), así como Bootstrap. Henning (1966) identificó dos aspectos centrales para establecer la confianza en una hipótesis filogenética: la congruencia y la independencia de los caracteres. Este autor argumentó que la confianza surge cuando “diferentes puntos de vista concuerdan sobre las mismas relaciones filogenéticas de grupos particulares del organismos” y que como resultado la fiabilidad de una hipótesis “aumenta con el número de caracteres individuales que pueden ser incorporados en series de transformación”. Éste es un punto clave y probablemente sea una de las razones por las cuales el árbol filogenético obtenido en esta tesis tenga tan bajo soporte. Varios géneros pertenecientes a la subtribu Oxylobinae (así como en muchos géneros de la tribu Eupatorieae), se describe por no por tener caracteres únicos sino más bien por combinaciones de caracteres. Como se explicó anteriormente, varios caracteres que definen a un grupo también se encuentran presentes en otros pero con distintas combinaciones. Al momento del análisis filogenético esto genera poca resolución en los árboles, ya que cuando se analizan por separado, cada carácter se combina de distinta forma entre los mismos grupos, no

permitiendo obtener una señal filogenética clara de varios caracteres para poder formar grupos fuertes y con buen soporte.

Por otro lado, la falta de soporte puede asociarse, en el caso de *Kaunia*, con una baja diferenciación morfológica entre sus especies, lo cual fue respaldado por la baja divergencia entre las secuencias moleculares obtenidas de varias especies de *Kaunia* en otra sección de la tesis. Además, en el Capítulo X se propone una hipótesis biogeográfica que sugiere una diversificación reciente de las especies de *Kaunia* en los Andes. Una radiación reciente del género podría explicar en parte la baja señal filogenética de los caracteres morfológicos estudiados.

Los resultados obtenidos en el presente análisis filogenético se usarán como base para realizar el estudio biogeográfico histórico con el fin de identificar áreas ancestrales.

X. ANÁLISIS BIOGEOGRÁFICO

1. Biogeografía Ecológica

a. Introducción

La diversificación de la flora Andina ha sido dirigida por una amplia variedad de procesos (Luebert y Weigend, 2014). La compleja topografía y la historia biogeográfica que acompañaron una continua migración altitudinal de las zonas de vegetación en respuesta a cambios climáticos, entre otras razones, podrían parcialmente explicar por qué las especies que habitan en esas zonas son pobremente conocidas taxonómicamente (Gentry, 1992). La influencia de los Andes en la diversificación de la vegetación incluye a las montañas como fuente de nuevos habitat a altas elevaciones, como barrera vicariante, como corredor norte-sur y como generador de nuevas condiciones ambientales fuera de los Andes (Luebert y Weigend, 2014). Desafortunadamente, la biodiversidad de los Andes Tropicales ha sido identificada como la de mayor peligro a nivel global debido a la actividad antrópica y al cambio climático (Jetz et al., 2007; Mittermeier et al., 1997; Ramirez-Villegas et al., 2014). Algunas familias como las Compositae se encuentran bien representadas y adaptadas a los ambientes Andinos. Estudios focalizados en la diversidad de Compositae de montaña en las selvas Andinas (Funk et al., 1995) han reportado cerca de 3400 especies en esta área, con la mayor diversidad en los Andes Centrales. De acuerdo a Gentry (1992), la familia Compositae se encuentra mejor representada en tierras altas y es la familia con mayor número de especies sobre el límite nevado y el matorral seco montano de los Andes del Norte y del Centro. Únicamente si consideramos la selva montana del Noroeste de Perú, las Asteraceae se encuentran representadas por aproximadamente 57 géneros y 78 especies (Dillon et al., 1995). Algunas tribus de Asteraceae, como Eupatorieae, tienen importantes centros de distribución en las selvas montanas de los Andes. *Kaunia*, claramente representa este patrón de distribución, distribuyéndose en los Andes desde Ecuador hasta el Noroeste de Argentina y excepcionalmente extendiéndose hasta Brasil y Paraguay.

Al igual que la tribu Eupatorieae, *Kaunia* presenta su mayor diversidad en Bolivia, disminuyendo en número de especies hacia el norte y hacia el sur. Adicionalmente, los factores ambientales regionales, como el clima, también varían a lo largo de los sitios en las selvas montanas y pueden ser significativos para la composición de especies (Blundo et al., 2012). Seis especies de *Kaunia* de las selvas subtropicales (*K. arbuscularis*, *K. lasiophthalma*, *K. longipetiolata*, *K. rufescens*, *K. saltensis* y *K. uber*) son consideradas aquí como un “complejo” debido a su similitud morfológica (Hieronymus, 1897; Robinson y Holmes, 2008; Novara, 2009). Las seis, aunque solapadas, muestran una distribución continua en la selva subtropical montana desde Ecuador hasta Argentina. *Kaunia longipetiolata* pareciera ser una de las especies más conflictivas del complejo ya que ha sido tratada como una especie polimórfica con un rango geográfico amplio, o como tres especies diferentes con un rango geográficamente más restringido (King y Robinson, 1980b; Robinson y Holmes, 2008; Hind, 2011). Además, la circunscripción confusa de esta especie a llevado a malinterpretaciones de su rango de distribución (Robinson y Holmes, 2008), con el consecuente posible error regional y taxonómico en la estimación de la biodiversidad (Brako y Zarucchi, 1993; Jørgensen y León-Yáñez, 1999; Robinson y Holmes, 2008; Jørgensen et al., 2010).

Recientemente algunos estudios han explorado el rol de los atributos del nicho climático en la diversificación de los clados (Kozak y Wiens, 2010; Schnitzler et al., 2012; Machac et al., 2013; Pyron y Burbrink, 2013; Wiens et al., 2013; Kostikova et al., 2014; Velasco et al., 2016). Específicamente, Kozak y Wiens (2010) sugirieron que las altas tasas de evolución del nicho climático podrían promover aumentos en las tasas de diversificación de ciertos grupos. Por lo tanto, el nicho climático ha sido determinado como útil para explicar las diferencias en la riqueza de especies y diversificación entre regiones y clados (Velasco et al., 2016). Respecto a las especies de *Kaunia* de este complejo andino, se ha sugerido que podrían estar potencialmente asociadas a gradientes altitudinales y latitudinales y a factores ambientales regionales en los Andes (Blundo et al., 2012; Malizia et al., 2012), aunque estudios de modelado no habían sido llevados a cabo hasta el momento.

Como ha sido determinado por Kozak y Wiens (2010), la ocurrencia de especies hermanas incipientes en distintos ambientes climáticos podrían estar sujetas a aislamiento reproductivo entre ellas, lo cual podría ser un factor importante que promueva la especiación parapátrica y alopátrica. Por lo tanto, las diferencias

potenciales en los nichos climáticos podrían ayudar a explicar la diversificación de *Kaunia* en las selvas subtropicales montañas andinas. En este contexto, el objetivo de esta sección de la tesis es evaluar los datos ambientales que podrían ayudar a desenmarañar el complejo de especies de *Kaunia*, junto a los análisis morfológicos tratados anteriormente.

b. Materiales y métodos

Distribución potencial de especies y análisis del nicho climático

Se utilizó un enfoque de modelado de la distribución de especies (MDE) (Guisan y Zimmermann, 2000; Araujo et al., 2013; Guisan y Thuiller, 2005) para caracterizar la distribución espacial y comparar el espacio climático del complejo de seis especies de *Kaunia* en Sudamérica. El enfoque MDE se aplicó en el paquete BIOMOD2 (Thuiller et al., 2013) de R (R Core Team, 2015). BIOMOD2 permite correr una serie de diferentes técnicas de modelado y definir un ensamble de proyecciones del modelo. El uso de este enfoque permite reducir la incertidumbre relacionada con la metodología de MDE. En este estudio, se seleccionaron cuatro técnicas para definir el ensamble para la proyección del complejo de especies de *Kaunia*: modelo lineal generalizado (GLM), modelo generalizado elevado (GBM), “random forest” (RF) y máxima entropía (Maxent).

Las ocurrencias fueron obtenidas de especímenes de 9 herbarios (CTES, CORD, F, GH, LP, LPB, MO, NY, SI) (Thiers, 2013) completando una base de datos con 229 ocurrencias de las seis especies del complejo de *Kaunia*. Con la finalidad de obtener modelos de MDE más precisos y comparables, dos especies del complejo fueron excluidas del análisis de MDE (*K. arbuscularis* y *K. uber*) debido a que se encontró un bajo número de ocurrencias (<10) que hizo imposible calibrar y proyectar un modelo de MDE confiable. Las ocurrencias de las especies finalmente seleccionadas fueron filtradas para evitar autocorrelación espacial usando el procedimiento de rarefacción disponible en SDMtools (Brown, 2014). Este procedimiento permite relacionar con efectos de distancias cortas entre las ocurrencias y la autocorrelación espacial de las variables. En la tabla 14 se muestra el número total de ocurrencias por especie y los diferentes procedimientos de selección para definir el número final de ocurrencias usados en BIOMOD2.

Las variables climáticas para el modelado de la distribución de especies fueron obtenidas de Worldclim (Hijmans et al., 2005). Como procedimiento de la selección de las variables se aplicó un análisis de correlación de Pearson para las 19 variables bioclimáticas para Sudamérica presentes en Worldclim. El resultado permitió la discriminación de aquellas variables con alta correlación (>0.8) en el análisis por parejas. Se obtuvo un grupo final de siete variables no correlacionadas para usar en BIOMOD2. Las variables fueron: Temperatura media anual, Temperatura del mes más frío, Rango de temperatura anual, Precipitación anual, Precipitación del mes mas húmedo, Precipitación del mes más seco y Precipitación del cuarto más caluroso.

Tabla 14. Número total de ocurrencias por especie de *Kaunia* y procedimientos de selección para definir el número final utilizadas en el modelado de la distribución potencial de especies (SDM). (*) Especies no modeladas.

	Número total de ocurrencias	Número de ocurrencias únicas	Ocurrencias removidas por rarefacción	Ocurrencias usados en el modelado
<i>K. arbuscularis</i> *	5	5		
<i>K. lasiophthalma</i>	104	83	11	72
<i>K. longipetiolata</i>	38	34	5	29
<i>K. rufescens</i>	26	26	4	22
<i>K. saltensis</i>	112	72	12	60
<i>K. uber</i> *	9	9		
Total	294	229	32	183

Un enfoque de dos repeticiones y una pseudoausencia fue realizado para cada una de las cuatro técnicas corridas bajo el marco de BIOMOD2, seleccionando un set de calibración con el 20% de las ocurrencias iniciales. El desempeño fue testeado usando TSS (True skill statistics). Un ensamble final binario fue obtenido utilizando una transformación binaria TSS para cada uno de los modelos de las cuatro técnicas. El ensamble binario para cada especie fue utilizado para establecer áreas climáticamente apropiadas en las comparaciones de nicho climático.

En este estudio se siguió el marco propuesto por Broennimann et al. (2012) para el análisis de nicho, calculando la superposición de nichos climáticos entre especies y estimando índices de similitud e identidad.

c. Resultados

Modelado de la distribución de especies

Los resultados del enfoque de modelado de la distribución de especies se presentan en la Fig. 31, donde se puede observar el modelo binario final obtenido por el ensamble de técnicas de modelado llevado a cabo con BIOMOD2. Como resultado del análisis, se obtuvieron algunas variaciones en la importancia de las variables climáticas dependiendo del método utilizado (Fig. 32). En promedio, la importancia de las variables climáticas usadas para la definición de los modelos de distribución potencial (Figura 33) presenta resultados similares siendo la temperatura media anual la variable mas relevante con la excepción de *K. longipetiolata* en la cual la temperatura mínima del mes mas frío fue la variable mas importante. En el caso de *K. rufescens*, la precipitación del cuarto mas caluroso también apareció como relevante indicando una diferencia con las otras tres especies.

Comparación de espacios climáticos. Los espacios climáticos obtenidos del modelo de ensamble binario final fueron comparados para las cuatro especies usando el test de Equivalencia, el índice de superposición de nicho de Shoener (D) y el índice de Identidad (I) (Fig. 34 y Tabla 15). El primer resultado general mostró que las distribuciones potenciales de las especies son estadísticamente diferentes bajo el análisis de simulaciones de similitud (Fig. 35). Los resultados indican relaciones más cercanas en términos de similitud de espacio climático entre *K. lasiophthalma* y *K. saltensis* (D: 0, 57, I: 0, 68) y *K. longipetiolata* y *K. saltensis* (D: 0, 44, I: 0, 62). Finalmente, *K. rufescens* presenta los valores más bajos para ambos índices en todas las comparaciones de a pares (Tabla 15)

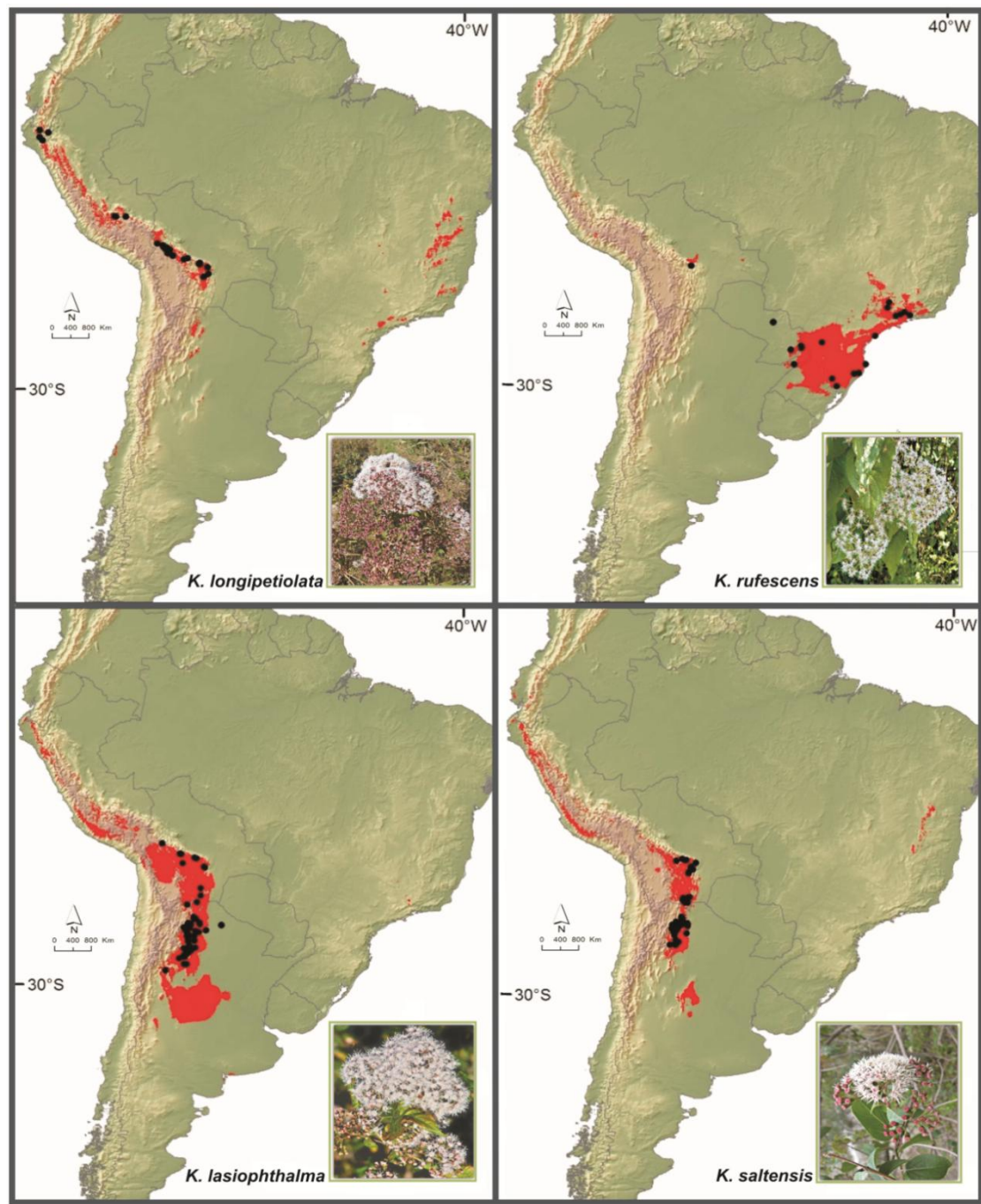


Figura 31. Modelos de distribución potencial para las cuatro especies Andinas de *Kaunia* analizadas. Las áreas en rojo muestran el modelo binario final obtenido del ensamble de técnicas en BIOMOD2. Los puntos negros indican los puntos de distribución (=ocurrencias) utilizados para modelar.

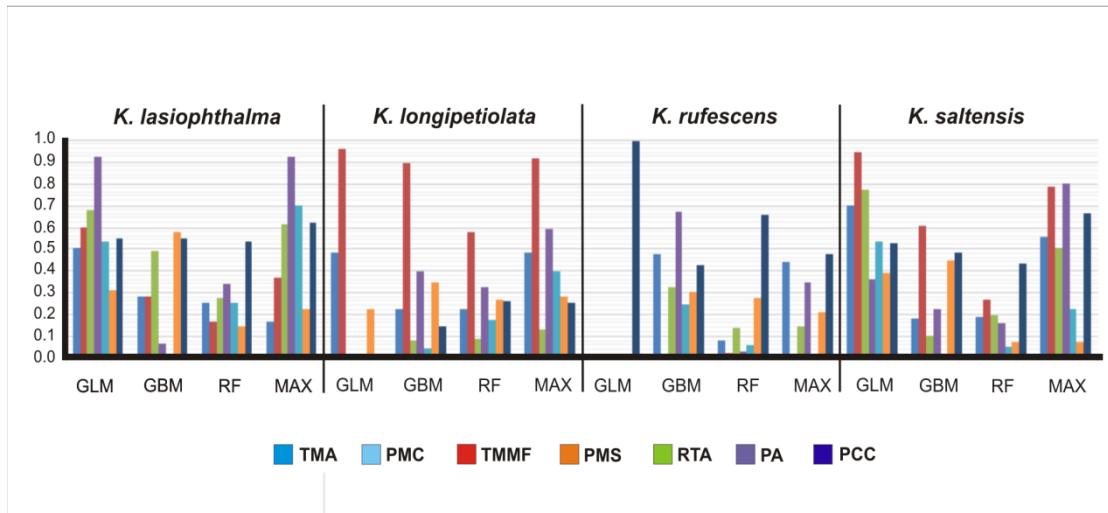


Figura 32. Importancia de las variables climáticas para cada una de las cuatro técnicas de modelado corridas bajo en enfoque *biomod2*. Variables bioclimáticas: TMA: Temperatura media anual; PA: Precipitación anual; TMMF: Temperatura mínima del mes más frío; PMS: Precipitación del mes más seco; PMC: Precipitación del mes más caluroso; PCC: Precipitación del cuarto más caluroso RTA: Rango de temperatura anual. Técnicas de modelado: GLM: modelo linear generalizado, GBM: modelo generalizado elevado, RF: “random forest”, MAX: máxima entropía.

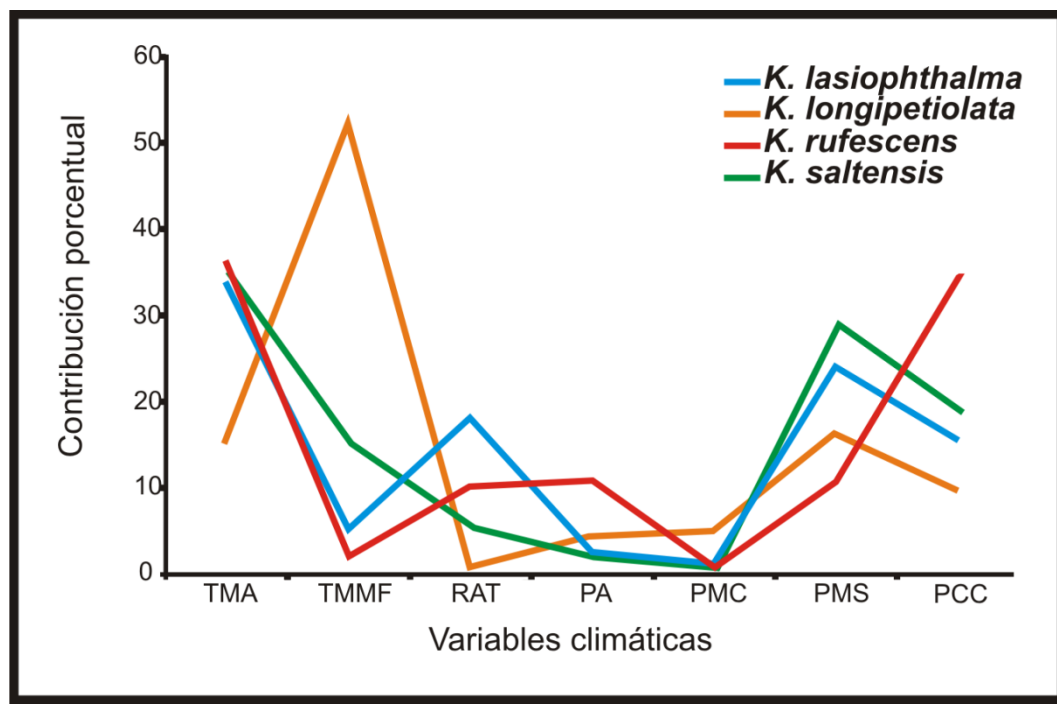


Figura 33 Importancia de las variables climáticas usadas para la definición de los modelos de distribución potencial en *Kaunia*. TMA: Temperatura media anual; PA: Precipitación anual; TMMF: Temperatura mínima del mes más frío; PMS: Precipitación del mes más seco; PMC: Precipitación del mes más caluroso; PCC: Precipitación del cuarto más caluroso RTA: Rango de temperatura anual.

D	<i>K. lasiophthalma</i>	<i>K. longipetiolata</i>	<i>K. rufescens</i>	<i>K. saltensis</i>
<i>K. lasiophthalma</i>				
<i>K. longipetiolata</i>	0.2247115			
<i>K. rufescens</i>	0.0063773	0.0529206		
<i>K. saltensis</i>	0.5708719	0.4403371	0.0065346	

I	<i>K. lasiophthalma</i>	<i>K. longipetiolata</i>	<i>K. rufescens</i>	<i>K. saltensis</i>
<i>K. lasiophthalma</i>				
<i>K. longipetiolata</i>	0.4814474			
<i>K. rufescens</i>	0.3016955	0.332981		
<i>K. saltensis</i>	0.6847886	0.627598	0.3016902	

Tabla 15. Tabla mostrando los valores del índice de Schoener (D) y el índice de Identidad (I) de la comparación de pares resultante de las especies de *Kaunia*.

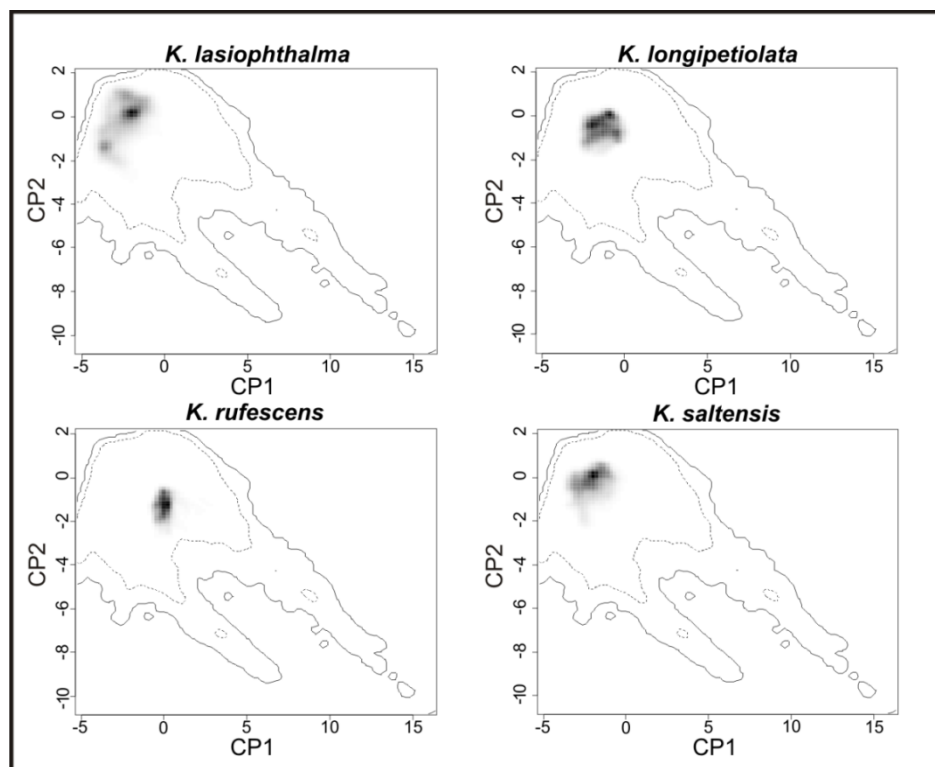


Figura 34. Espacios climáticos de las cuatro especies andinas de *Kaunia* analizadas. La escala de grises muestra la densidad de área ocupada en el espacio climático. Las líneas punteadas y sólidas representan, respectivamente, el 50% y 75% del espacio climático utilizado por cada especie.

d. Discusión

Bajo una mirada global, los resultados aquí obtenidos muestran que las especies que forman el complejo en *Kaunia* presentan distribuciones potenciales significativamente diferentes, aunque se obtuvieron algunas similitudes en término de espacio climático. Tres variables (la temperatura media anual junto con la temperatura mínima del mes más frío y la precipitación del cuarto más caluroso) fueron las que más influenciaron las distribuciones de las especies de *Kaunia*.

La distribución potencial modelada de *K. longipetiolata* extiende su distribución determinada originalmente hasta el norte de Perú, sugiriendo hábitat propicios en Ecuador. Estos resultados contribuyen a confirmar el número de especies de *Kaunia* que habitan en este país (Jørgensen y León-Yáñez, 1999; Jørgensen et al., 2010; Robinson y Holmes, 2008) y, junto con los resultados del análisis morfológico multivariado (Capítulo IV), provee evidencia adicional para unificar esta especie con *K. uber* (de Perú) y *K. arbuscularis* (endémica de Ecuador y norte de Perú) como fue propuesto por Robinson y Holmes (2008).

La zona de Amotape-Huancabamba (Weigend, 2002), en el norte de Perú y sur de Ecuador, ha sido usualmente indicada como línea divisora entre la flora Norte y Central de los Andes (Prance, 1989; Vuilleumier, 1968) o, en otros casos, como una amplia zona de superposición especialmente para taxa de elevaciones bajas y medias (Weigend, 2002). En ese área, *K. longipetiolata* habita en bosques secundarios en el lado Este de los Andes entre los 1900 y 2200 m s.m.

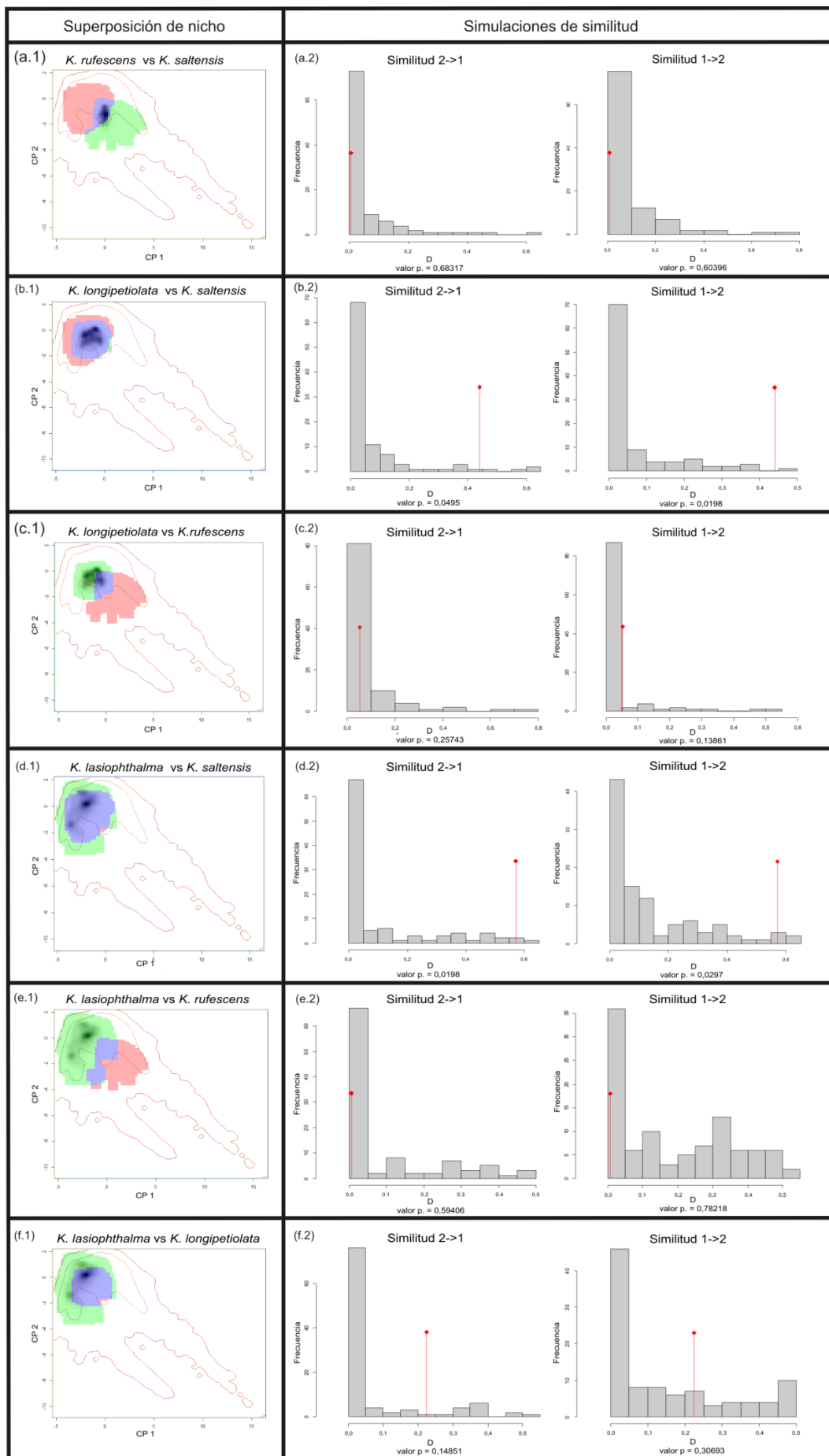


Figura 35. Superposición del espacio climático obtenido del modelo binario final del ensamble y las simulaciones de similitud comparando las cuatro especies de *Kaunia* analizadas de a pares.

De acuerdo al modelo obtenido en este análisis, la zona de Amotape-Huancabamba en lugar de funcionar como barrera, aparentemente habría permitido la migración de *K. longipetiolata*. Además, esta especie podría encontrar hábitats propicios aun más al norte de Ecuador. La importancia de las variables climáticas usadas para la definición de los modelos de distribución potencial aquí obtenidos (Fig. 33) brindó resultados similares con la media de temperatura anual como la variable más relevante. Sin embargo, para *K. longipetiolata*, la temperatura mínima del mes mas frío resultó ser la variable más relevante. Algunos estudios han demostrado una correlación entre la elevación y la disminución de la temperatura, específicamente en los Andes (e.g., Blundo et al., 2012). Bajas temperaturas en altas altitudes son conocidas por afectar la distribución de árboles y la diversidad hacia la línea de árboles (Blundo et al., 2012; Stevens y Fox, 1991). Las temperaturas frías también han sido indicadas como un factor limitante para los bosques montanos, ya sea previniendo el reclutamiento fuera del bosque de canopeo cerrado para algunas especies de árboles (Rehm y Feeley, 2015) o afectando la cobertura de árboles (Greenberg et al., 2015). En los Andes de Bolivia, mientras la humedad muestra una variación más bien horizontal, la variación de la temperatura se relaciona más a la elevación (Seibert, 1993). En ciertas áreas de Bolivia, *K. longipetiolata* domina una comunidad entre los 2700 y 3000 (3400) m s.m., la cual es marginal al bosque de Aliso (*Alnus acuminata* Kunth) (Seibert, 1993). Aparentemente, esta comunidad dominada por *K. longipetiolata* también reemplaza a los bosques de aliso en áreas sujetas a explotación. Un incremento en el número de días con temperaturas de congelación relacionado a un incremento en la elevación fue detectado para estas áreas montañosas de Bolivia (Seibert, 1993). La importancia de la temperatura mínima del mes más frío en el caso de *K. longipetiolata* podría ser explicada como un control climático en la distribución relacionada a la elevación. Además, las bajas temperaturas en el mes más frío aparentemente tienen un gran impacto en *K. longipetiolata* ya que es la única especie del género con hojas deciduas durante la estación fría.

Para las otras especies modeladas, la temperatura media anual resultó como la variable más importante para definir sus nichos climáticos. En el caso de *K. rufescens*,

además de la temperatura media anual, la precipitación del mes más cálido fue la variable más relevante, la cual diferencia esta especie de las otras tres modeladas. La diferencia geográfica en la localización de la distribución potencial de esta especie, principalmente en Brasil, podría explicar estos resultados. Además, *K. rufescens* es la única especie que habita en la parte Este de las montañas de los Andes pero que está ampliamente distribuida en el Sureste de Brasil. La diferenciación de *K. rufescens* también fue observada cuando se compararon los espacios climáticos de las especies modeladas. Esto también podría atribuirse a la capacidad de esta especie de vivir en ambientes diferentes a los de los Andes.

Kaunia lasiophthalma y *K. saltensis* presentaron los espacios climáticos mas similares. Estudios biogeográficos en los valles interandinos del centro de Bolivia (Antezana y Navarro, 2002), donde habitan estas dos especies y *K. longipetiolata*, han mostrado que *K. lasiophthalma* y *K. saltensis* viven en un área fitogeográficamente similar (Boliviano-Tucumana, Navarro y Maldonado, 2002), pero en ambientes más secos en el caso de *K. lasiophthalma* y más húmedos para *K. saltensis*. En los bosques subtropicales Andinos del Noroeste de Argentina, en cambio, Blundo et al. (2012) han mostrado que la presencia de estas dos especies está relacionada a un gradiente altitudinal. *Kaunia saltensis* se encuentra en bosques secos y nublados, en un gradiente de elevación amplio (desde los 400 a 2300 m s.m.), aunque es más abundante en el bosque montano húmedo a mayor altitud (1600 a 2000 m s.m.), mientras *K. lasiophthalma* se encuentra en bosque montano mas bajo (entre 900 y 1600 m s.m.), donde es más abundante. De acuerdo a Blundo et al. (2012), la composición de la comunidad local de bosque se encuentra controlada predominantemente por factores ambientales regionales (como temperatura media anual entre otros), que son espacialmente estructurados (en un gradiente elevacional). El estudio llevado a cabo en esta tesis concuerda con estos autores en que la temperatura media anual es la variable clave que actúa más específicamente en la definición del nicho climático de *K. lasiophthalma* y *K. saltensis*. Adicionalmente, los resultados aquí obtenidos muestran una alta superposición de espacios climáticos de estas especies, aunque el espacio climático de *K. lasiophthalma* es mas amplio. La abundancia de cada especie aparentemente depende de la altitud considerada, aunque *K. saltensis* y *K. lasiophthalma* también coexisten en varios ambientes (Brown y Malizia, 2007). Sin embargo, ambas especies difieren en su periodo de floración (*K. lasiophthalma* en invierno y *K. saltensis* en verano). Aunque el estudio llevado a cabo aquí ha mostrado

una alta similitud de nicho climático entre estas especies, también se ha demostrado que existe una diferencia morfológica cuando se han considerado los caracteres cuantitativos (ver capítulo IV). Además, *K. saltensis* mostró ser la especie más diferenciada morfológicamente dentro del complejo de especies de *Kaunia*. Por otro lado, los marcadores moleculares estudiados en esta tesis (ver capítulo V) han brindado valores muy bajos o nulos de distancia entre las secuencias de los especímenes de ambas especies. La relativamente baja diferenciación morfológica y la baja distancia molecular encontrada en los marcadores estudiados sugerirían una especiación reciente entre estas especies.

2. Biogeografía Histórica

a. Introducción

Como se mencionó anteriormente, la subtribu Oxylobinae se encuentra principalmente restringida a las montañas del oeste y norte de Sudamérica, contrastando con el complejo del Este (“East Complex”) de la tribu Eupatorieae (Eupatoriinae, Gyptidinae y Disynaphiinae) (King y Robinson, 1987). Oxylobinae tiene una distribución continua desde Norteamérica hasta los Andes del norte de Argentina. Dentro de la subtribu, hay evidencia de migraciones recientes entre Norte y Sudamérica, con *Oxylobus* extendiéndose desde el sur de México hasta Colombia, y *Ageratina* que se concentra en México extendiéndose hacia el sur hasta Chile (King y Robinson, 1987). Los ejemplos de migraciones norte-sur son comunes, pero las este-oeste son muy limitadas (King y Robinson, 1987).

Dentro de la subtribu, *Kaunia* muestra una alta concentración de especies endémicas en los Andes Centrales de Perú y Bolivia. Esta región es excepcionalmente diversa en todos los grupos de plantas, y la familia Asteraceae no es una excepción (Funk et al., 2005). Los patrones y procesos que han modelado la diversidad de especies y los niveles de endemismo en estos hábitats todavía son poco conocidos (Wagner et al., 2012). A pesar de tener su mayor distribución en los Andes Centrales llegando a Argentina hacia el sur, el género *Kaunia* alcanza con una especie el Bosque Atlántico de Brasil y con otra especie el norte de Ecuador (Andes del Norte). Teniendo en cuenta esta distribución, no se han realizado estudios previos en los que se haya estudiado la

evolución espacial del género, su área ancestral o de los posibles eventos que participaron en su diversificación.

Dentro de las Asteráceas, los fósiles datan la expansión global de la familia desde su presunto origen en América del Sur (Panero y Crozier, 2016). El polen fósil más antiguo inequívocamente identificado como Asteraceae data del Paleoceno (ca. 65 Ma) a Eoceno medio (ca. 45 Ma) de Sudamérica (Barreda et al., 2012; Macphail et al., 2013), del Eoceno inferior (ca. 35 Ma) en Antártida (Pross et al., 2012; Contreras et al., 2013) y del Eoceno o Paleoceno de Sudáfrica (Zavada y de Villiers, 2000; Zavada y Lowrey, 2010). Algunos trabajos proponen tiempos de divergencia estimados para la tribu Eupatorieae en 12 Ma aproximadamente (Schmidt y Schilling, 2000; Panero y Crozier, 2016), lo que muestra una divergencia bastante reciente dentro de la familia Asteraceae. A su vez, Schmidt y Schilling (2000) proponen un tiempo de divergencia entre *Ageratina* y *Mikania* de 11,4 Ma (corroborando su posición basal dentro de la tribu Eupatorieae). Con estos datos de referencia, se generarán hipótesis sobre los procesos que podrían haber actuado sobre los ancestros de *Kaunia* y por medio de los cuales se llegó a la diversificación y distribución actual.

El objetivo de éste estudio es analizar los patrones de distribución de *Kaunia* en el marco de los métodos basados en eventos de biogeografía histórica, es decir, mediante un análisis de dispersión-vicarianza (DIVA, Ronquist 1996, 1997). Además se propondrá por primera vez una hipótesis relacionada al origen geográfico de *Kaunia*, contribuyendo a dilucidar la historia evolutiva de las áreas de Sudamérica y aportando al conocimiento de las migraciones de biotas norte-sur, oeste-este ocurridas en América.

b. Materiales y métodos

Áreas de análisis

Para el análisis biogeográfico de *Kaunia*, se tomaron en cuenta tres áreas para las especies del género y cuatro más para los otros grupos. Las áreas fueron tomadas de la clasificación de sistemas ecológicos de Latinoamérica y el Caribe de Josse et al. (2003) (Fig. 36 A) y para la división dentro de los Andes se siguió a Luebert y Weigend (2014) (Fig. 36 B). La distribución de las especies de *Kaunia* y de los restantes géneros se codificó en base a la información de los viajes de colecta, los datos de materiales de herbario y la literatura pertinente a cada grupo. Las áreas utilizadas para este estudio fueron: (A) Andes Centrales; (B) Mesoamérica húmeda; (C) Neártica; (D) Andes del

Norte; (E) Tierras altas estacionales mesoamericanas; (F) Sierra Madre; (G) Mesoamérica seca; (H) Bosque Atlántico.

a) *Andes Centrales*: se encuentran situados entre la zona de Amotape-Huancabamba y el límite sur de la Puna seca alrededor de los 25–29° S, donde el régimen de precipitaciones cambia de mayor en verano a menor en invierno.

b) *Mesoamérica húmeda*: abarca las regiones húmedas de Mesoamérica, tanto en las costas del Pacífico como del Atlántico. Incluye tanto montañas como tierras bajas, donde la precipitación es muy abundante, alrededor de 10.000 mm anuales.

c) *Neártica*: cubre la mayoría de Norteamérica, incluyendo Groenlandia y las montañas de México.

d) *Andes del Norte*: comprende las montañas de Venezuela, Colombia, Ecuador, y el extremo Norte de Perú (Weigend, 2002, 2004; Weigend et al., 2005).

e) *Tierras altas estacionales mesoamericanas*: ocupa las llamadas “tierras frías” de América Central y México y las montañas elevadas de Guatemala y Panamá. Se encuentra por encima de los 1000 m s.m. y llega hasta algo más de los 4000 m s.m.

f) *Sierra Madre*: Sistema montañoso de México que rodea a la altiplanicie mexicana. Predomina un clima templado, con vegetación de bosques de pino y roble. En algunas laderas expuestas a barlovento, por encima de la zona de pinos (sobre los 1980 m de altitud), los bosques nublados albergan especies de enormes hojas anchas perennifolias.

g) *Mesoamérica seca*: se encuentra desde el nivel del mar hasta los 1500 m s.m. aunque ocasionalmente puede llegar hasta 1900 m s.m. en territorios de gran sequedad. Se desarrolla en clima seco con temperatura mínima extrema de 0° en los días más fríos, pero en promedio varían entre 20 a 29°C. La precipitación varía entre los 300 y 1200 mm (1800 como máximo) de lluvia con 5 a 8 meses secos entre diciembre y mayo.

h) *Bosque Atlántico*: se encuentra en la costa este de América del Sur, extendiéndose a lo largo de la costa de Brasil en los estados de Rio Grande do Norte y Rio Grande do Sul. Se extiende tierra adentro hacia el este de Paraguay y la Provincia de Misiones en el noreste de Argentina. Alcanza alturas de alrededor de 2900 metros en la Serra do Mar.

Análisis filogenético

La historia biogeográfica de *Kaunia* fue analizada utilizando la filogenia obtenida en el capítulo anterior (IX). De los dos árboles obtenidos se utilizó arbitrariamente aquel que presenta al género *Jaliscoa* hermano de *Oxylobus*, ya que la diferencia de posición

de *Jaliscoa* entre los dos árboles no afecta a los cambios en las áreas más cercanas a *Kaunia* (por encontrarse en una posición muy basal en ambos árboles).

Debido a que el programa DIVA solo acepta como entrada cladogramas completamente resueltos (sin politomías), la tricotomía a la que pertenecen las especies *K. longipetiolata*, *K. arbuscularis* y *K. uber* se analizó con sus tres variantes de resolución. Sin embargo, como la filogenia obtenida confirma la sinonimia de estas tres especies, los resultados se analizarán como una única terminal.

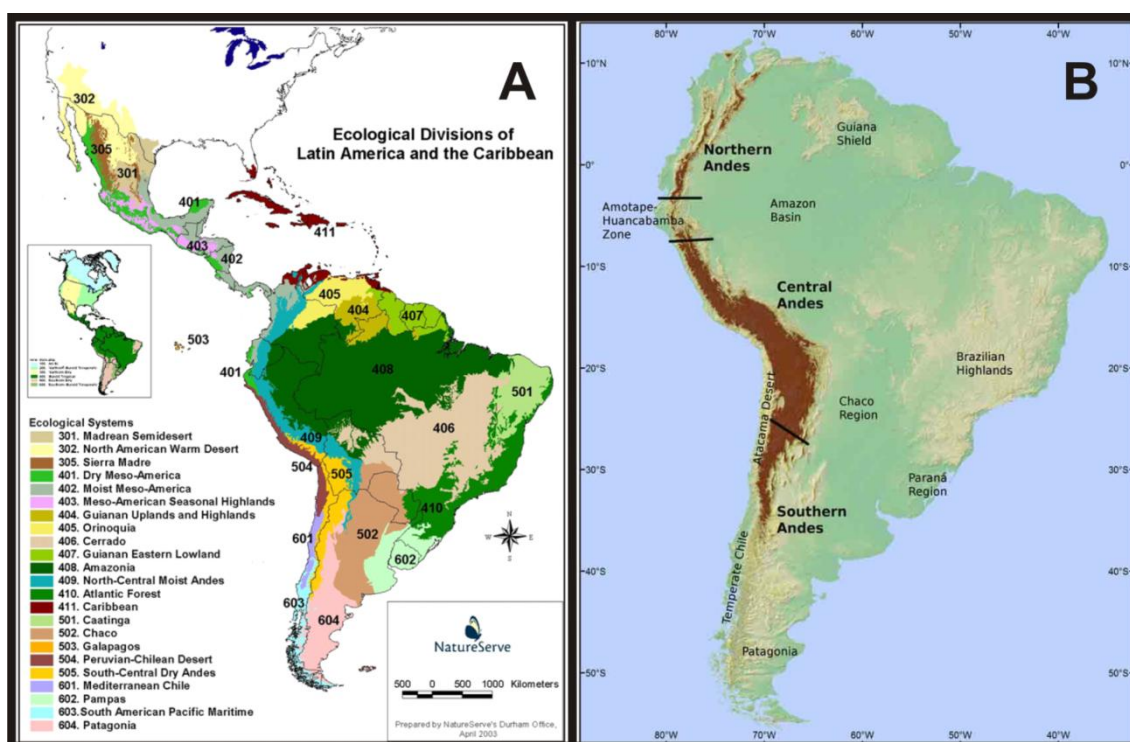


Figura 36. Mapas mostrando las áreas utilizadas para el análisis biogeográfico de *Kaunia*. A. Tomada de Josse et al., 2003. B. Tomada de Lueber y Weigend, 2014.

Análisis Biogeográfico

Para el análisis biogeográfico, se utilizó un método basado en eventos, los cuales postulan un modelo explícito de los procesos que tienen un efecto sobre la distribución geográfica de los organismos vivos (Crisci et al., 2000). A los diferentes tipos de procesos (como lo son la vicarianza, duplicación, dispersión y extinción) se los identifica y se les asigna valores de costo – beneficio bajo un modelo explícito de funcionamiento natural (Crisci et al., 2003). Dentro de los métodos basados en eventos,

DIVA es un método que permite la reconstrucción de distribuciones ancestrales mediante la maximización de eventos vicariantes y la minimización de eventos de dispersión y extinción, permitiendo relaciones no jerárquicas entre áreas. Para la reconstrucción de las distribuciones ancestrales de *Kaunia* se utilizó el programa DIVA 1.1 (Ronquist, 1996) aplicando la búsqueda exacta de acuerdo a la optimización de dispersión-vicarianza propuesta por Ronquist (1997). Este programa, permite inferir la distribución ancestral de un taxón y calcular las frecuencias de los eventos de dispersión y vicarianza entre las distintas áreas en estudio.

Un problema que presenta DIVA se relaciona a las optimizaciones de las áreas ancestrales de los grupos basales, las cuales son menos confiables a medida que nos acercamos al nodo basal. Dicho problema se hace evidente en la tendencia a incluir a la mayoría de las áreas estudiadas en el nodo raíz. Sanmartín (2003) propuso la adición de más grupos externos al análisis con el objetivo de “alejarse” hacia la base del problema. El análisis filogenético aquí utilizado presenta varios grupos externos a *Kaunia*, por lo cual se infiere que la optimización de las áreas en dicho género no presentará errores debidos al funcionamiento del programa.

Los resultados obtenidos en el programa DIVA se interpretaron en un contexto de la evolución geobiótica de Sudamérica.

c. Resultados

De acuerdo a los resultados obtenidos en DIVA para los tres cladogramas originales, existen 160 reconstrucciones alternativas igualmente óptimas para dos de los árboles y 320 para el restante, requiriendo cada una 13 eventos de dispersión. La figura 37 muestra la reconstrucción óptima de áreas para cada nodo.

La distribución ancestral obtenida en este análisis biogeográfico muestra que el área ancestral correspondiente al grupo *Kaunia* + *Jaramilloa* corresponde a los Andes Centrales y del Norte, donde actualmente se encuentra la mayor diversidad de especies pertenecientes a *Kaunia* (Fig. 37).

Las frecuencias más altas de eventos vicariantes fueron asignadas a las Tierras altas estacionales mesoamericanas relacionadas a Mesoamérica húmeda + Neártica + Sierra Madre (12,5%), seguido de los Andes Centrales relacionados a todas el resto de las áreas (10%). La mayor frecuencia de eventos de dispersión observados ocurrió de

los Andes Centrales a los Andes del Norte (38,2%), aunque este evento implicó una dispersión bidireccional, con una frecuencia de 13% hacia la dirección opuesta.

Dentro de la reconstrucción de la historia biogeográfica del grupo *Kaunia* + *Jaramilloa*, se encontraron dos eventos de vicarianza. El primero en el nodo basal del grupo, entre *Kaunia pachanoi* y el resto de las especies, siendo los Andes Centrales y los Andes del Norte las áreas vicariantes. El segundo, se observó entre *Jaramilloa hylibates* y el nodo *Kaunia gynoxymorpha*-*Kaunia endyta*, siendo las áreas vicariantes los Andes Centrales y Mesoamérica húmeda. Por otro lado, se reconstruyeron tres eventos de dispersión dentro de la evolución del grupo. Uno se da desde los Andes Centrales hacia el Bosque Atlántico, en la especie *K. rufescens*. Los siguientes ocurrieron desde los Andes Centrales hacia los Andes de Norte, por un lado (nodo *K. uber* – *K. arbuscularis*- *K. longipetiolata*), y hacia Mesoamérica húmeda por el otro (nodo *Jaramilloa hylibates* - *Kaunia gynoxymorpha* - *Kaunia endyta*).

d. Discusión

Debido a su ubicación geográfica en el continente Sudamericano, se ha propuesto que los Andes podrían actuar como un corredor, promoviendo el intercambio norte-sur de elementos bióticos; como una barrera, generando una vicarianza interna este-oeste y como promotores de especiación, con nuevos ambientes de alta elevación convirtiéndose en disponibles durante su formación (Simpson, 1975, 1983; Luebert et al., 2009; Hoorn et al., 2013; Luebert y Weigend, 2014).

El área ancestral determinada en este estudio para el grupo formado por *Kaunia* + *Jaramilloa* se encuentra conformada por los Andes Centrales y los Andes del Norte. El primer evento vicariante que ocurre en el grupo es la divergencia de *K. pachanoi*, diferenciada en los Andes del Norte (Fig. 38). Como se mencionó anteriormente, la datación actual para la tribu Eupatorieae corresponde a los 12 Ma aproximadamente, por lo que se infiere que el evento vicariante que podría explicar la divergencia de *K. pachanoi* ocurrió en un tiempo menor a 12 Ma. Estudios recientes sugieren que la orogenia Andina consistió en largas fases de estabilidad elevacional, separadas por rápidos cambios (1-4 Ma) de 1500 m.s.m o más (Garzzone et al., 2008). Se cree que el último de estos cambios rápidos habría comenzado en los Andes Centrales aproximadamente 10 Ma atrás (Gregory-Wodzicki, 2000; Garzzone et al., 2008).

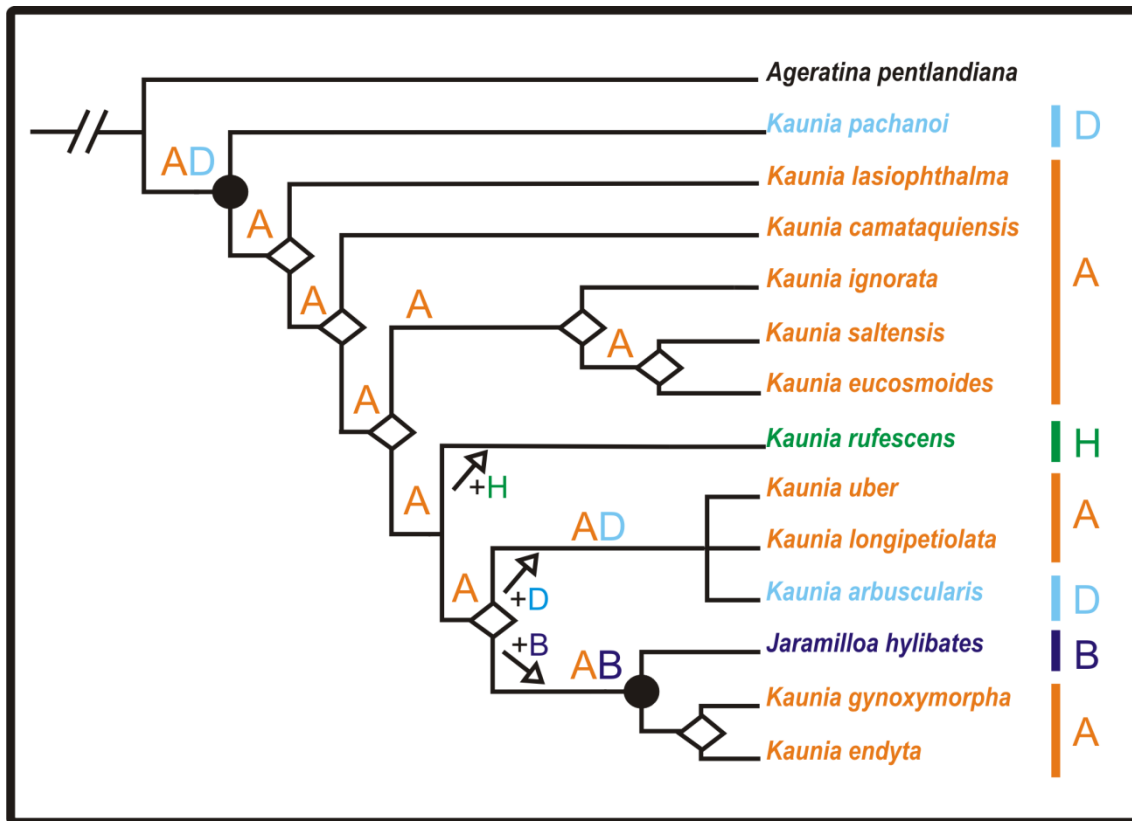


Figura 37. Cladograma mostrando los principales eventos como resultado del análisis con DIVA. Solo se muestran las distribuciones óptimas en cada nodo del grupo *Kaunia* + *Jaramilloa*. Símbolos: Círculo = eventos vicariantes; Rombo = eventos de duplicación (especiación simpátrica); Flecha con (+) = Evento de dispersión. Áreas: A: Andes Centrales, D: Andes del Norte, H: Bosque Atlántico, B= Mesoamérica húmeda.

Los Andes Centrales completaron su levantamiento antes que los Andes del Norte y su extensión costera. Las grandes alturas de los Andes del Norte no fueron alcanzadas hasta mediados del Plioceno (3 Ma aproximadamente). Por lo tanto se estima que no aparecieron elevaciones por encima de los 1000 m s.m. en los Andes del Norte hasta ese momento (Duellman, 1979; Simpson, 1979). En base a estos datos se podría inferir que la divergencia entre *K. pachanoi* de los Andes del Norte y el ancestro de las otras especies de los Andes Centrales se dio principalmente debido a la diferencia de tiempo de levantamiento entre éstas dos grandes regiones de los Andes, generando una barrera entre las poblaciones que sufrieron el levantamiento previo de los Andes, y las poblaciones que lo sufrieron con posterioridad, probablemente debido a cambios en los tipos de biomas de cada una.

Por otro lado, dentro de los Andes Centrales, se obtuvieron varios eventos de duplicación, que condujeron a la diversificación de *Kaunia* en dicha área. Dentro de los Andes Centrales se pueden encontrar una gran cantidad de ambientes, que varían principalmente con la altura sobre el mar. Estos ambientes pueden clasificarse en tres grandes biomas (Cuatrecasas, 1979): Bosques tropicales secos estacionales, restringidos más bien a valles interandinos y a la costa Pacífica (0-2500 m s.m.); bosques montanos más húmedos de media elevación (2300-3400 m s.m.), ricos en epífitas, helechos, musgos y líquenes; y pastizales de altura, dominados por taxa adaptados al frío (3000-4800 m s.m.). Algunos estudios (Gentry, 1982; Killeen et al., 2007; Pennington et al., 2010) sugieren que si bien hay una superposición florística entre los biomas, la mayoría de las plantas de cada uno de ellos evolucionó en un relativo aislamiento entre ellos, aunque presentaran una cercana proximidad física. Se observó que cada bioma hospeda linajes distintos, lo que sugiere un aislamiento por conservación de nicho (Donoghue, 2008). En base a estas evidencias, y a los resultados obtenidos en la sección anterior, en la cual se observó que si bien algunas especies de *Kaunia* que superponen geográficamente sus nichos son diferenciables, se infiere que la gran diversificación de este grupo dentro de los Andes podría darse por las inherentes diferenciaciones de nicho. Por otro lado, estudios de tiempos de divergencia de plantas andinas (Luebert y Weigend, 2014) han mostrado que algunas Asteraceae se han diversificado durante el Cuaternario o como mucho, en el Plioceno temprano (Terciario). Esto podría ser explicado por períodos alternados de clima, enfriamientos y calentamientos climáticos controlados por períodos glaciales, que pudieran haber interrumpido el flujo génico a lo largo de un gradiente de elevación, permitiendo la especiación de varias especies de *Kaunia*.

En la reconstrucción de las áreas ancestrales de *Kaunia*, se obtuvo un evento de dispersión hacia el Bosque Atlántico, que habría dado origen a la especie *K. rufescens* (Fig. 38 C y D). Las relaciones entre los Andes del Norte y Centrales con las tierras altas costeras de Brasil han sido sugeridas para varios grupos: *Tibouchina* (Melastomataceae; Michelangeli et al., 2013), *Elapghoglossum* (Dryopteridaceae; Vasco et al., 2009), *Sinningia* (Gesneriaceae; Perret et al., 2006), *Macrocarpaea* (Gesneriaceae; Struwe et al., 2009), and Bromelioideae (Bromeliaceae; Givnish et al., 2014). Este último es el único escenario de dispersión con datación disponible (aproximadamente 8 Ma; Givnish et al., 2011).

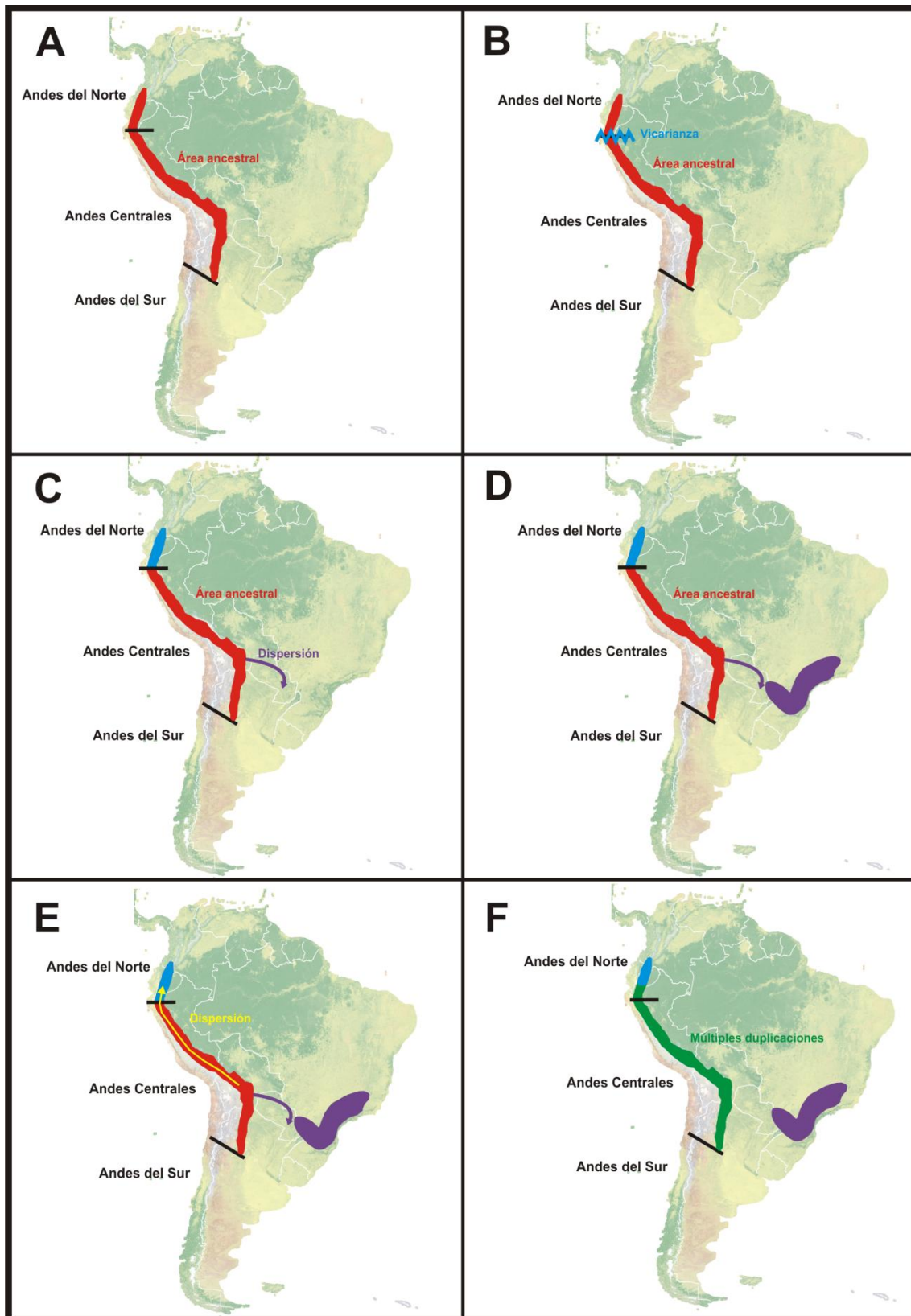


Figura 38. Principales eventos en la historia biogeografica de *Kaunia*. **A.** El área ancestral obtenida de la reconstrucción biogeografica fueron los Andes Centrales y del Norte. **B.** Un evento vicariante entre los Andes del Norte y los Centrales lleva a la aparición de *K. pachanoi*. **C y D.** Un evento de dispersión genera la especiación de *K. rufescens* **E.** Un evento de dispersión posterior vuelve a colonizar los Andes del Norte. **F.** Mientras tanto en los Andes Centrales se dieron múltiples duplicaciones generando el área de mayor diversificación de las especies de *Kaunia*.

La similitud ecológica y topográfica más que la proximidad geográfica podrían haber jugado un rol importante en el origen y en las conexiones florísticas de estas regiones (Simpson, 1983).

En las especies más derivadas del grupo, se evidenció una posterior dispersión a los Andes del Norte, evidenciada en *K. arbuscularis* (ya considerada aquí como sinónimo de *K. longipetiolata*) (Fig. 38 E). Varios estudios florísticos y paleoecológicos (por ejemplo, Weigend, 2002; Linares-Palomino et al., 2003; Pinto y Luebert, 2009; Schwarzer et al., 2010) sugieren que los Andes actúan como un corredor de dispersión, superando barreras como la zona de baja altitud de Amotape - Huancabamba. Los intercambios podrían haberse visto favorecidos por las oscilaciones climáticas del Cuaternario (van der Hammen, 1974; Moreno et al., 1994; Dillon et al., 1995). Según Struwe et al. (2009), las migraciones de los Andes Centrales a través de la zona de Amotape-Huancabamba hacia los Andes del Norte sugiere que dicha zona no sería una barrera para la dispersión de los linajes de elevaciones medias. Aunque estos autores no proveen estimaciones de tiempos de divergencia, sugieren que estos eventos de diversificación ocurrieron luego de las mayores fases de elevamiento de los Andes, desde los tiempos del Mioceno medio. Por lo que se infiere, que la zona de Amotape – Huancabamba podría haber actuado como corredor para la nueva colonización del ancestro de *K. longipetiolata*. Este resultado coincide con lo obtenido en el análisis de biogeografía ecológica tratado en la sección anterior.

Como se puede observar en los resultados de este análisis, la historia de la flora Andina es compleja y la diversificación de las plantas ha sido controlada por una variedad de procesos probablemente simultáneos, incluyendo cambios ambientales, adaptación e interacciones bióticas.

3. Conclusiones generales de la biogeografía del grupo

De acuerdo a Lomolino (2001), es importante notar que los patrones actuales de diversidad a lo largo de gradientes altitudinales podrían, en cierto grado, representar legados históricos de climas pasados. Por ejemplo, la diversidad de algunas comunidades podría no haberse recobrado de los efectos de glaciares alpinos (o efectos del enfriamiento) los cuales se extendieron tierras abajo durante algunos períodos glaciares previos. Otros estudios en varias familias de plantas han demostrado que las excepcionales tasas de diversificación en los Andes podrían ser una consecuencia de la expansión y contracción de las poblaciones debidas a las oscilaciones climáticas del Cuaternario (Luebert y Weigend, 2014).

Teniendo en cuenta la nueva información ambiental, histórica, morfológica y molecular obtenida en esta tesis, un posible escenario para explicar la coexistencia de las especies de *Kaunia* en ciertas áreas en los bosques montanos andinos (donde la diversidad de este grupo es mayor), podría involucrar un proceso de especiación reciente de los ancestros de *Kaunia* en el contexto de cambios climáticos durante el Plioceno-Cuaternario y el final de la orogenia andina. De hecho, las Eupatorieae, han sido señaladas como una tribu diversificada muy recientemente dentro de la familia Asteraceae (12 Ma, Schmidt y Schilling, 2000, Panero y Crozier, 2016). Además, estudios de tiempos de divergencia de plantas Andinas (Luebert y Weigend, 2014) han mostrado que algunas Asteraceae se han diversificado durante el Cuaternario o como mucho, en el Plioceno temprano. Este podría ser el caso de períodos alternados de clima, enfriamientos y calentamientos climáticos controlados por períodos glaciales, que pudieran haber interrumpido el flujo génico a lo largo de un gradiente de elevación permitiendo la especiación de varias especies de *Kaunia*.

En cuanto a *Kaunia saltensis* y *Kaunia lasiophthalma* (especies que conviven muy solapadas), en el marco de las sutiles diferencias morfológicas, moleculares y de espacio climático entre ambas especies, podría sugerirse un escenario de especiación controlado por aislamiento ecológico, reflejado actualmente en diferentes períodos de floración. Adicionalmente, se podría considerar un posible contexto de especiación parapátrica. Probablemente, los polinizadores también han sido afectados por las oscilaciones climáticas del Cuaternario, pudiendo estar involucrados en los procesos de diversificación de estas dos especies con diferentes periodos de floración. Así, estudios específicos de la biología floral podrían ayudar como otra fuente de evidencia a

descifrar la historia evolutiva de *Kaunia* a lo largo de los gradientes de elevación en los Andes.

A la luz de los resultados obtenidos en este estudio, un posible escenario global en cuanto a la influencia de los Andes en la historia biogeográfica de este grupo podría considerar:

1. A las montañas como corredores de migración para algunas especies (especialmente *K. longipetiolata*) a lo largo de un gradiente latitudinal, probablemente datada luego de el último ascenso de los Andes.
2. A las montañas como un esquema para la expansión y contracción de biota a lo largo de un gradiente de elevación como respuesta a períodos de calentamiento y enfriamiento alternados, que ocurrieron probablemente durante el Cuaternario o Plioceno tardío.

XI. TRATAMIENTO TAXONÓMICO

Para llevar a cabo el tratamiento taxonómico de las especies de *Kaunia*, en este trabajo de tesis se analizaron especímenes tipo y no tipo y fotografías de los siguientes herbarios: B, BR, CORD, CTES, E, F, G, GH, GOET, K, LD, LP, LPB, MO, MOL, MPU, NY, PH, RB, S, SI, US (acrónimos según Thiers, 2015).

Durante el estudio taxonómico, se detectaron nombres que necesitaban clarificación sobre su material tipo para asegurar la asignación correcta de especímenes en la posterioridad del estudio. Para llevar a cabo este proceso primero se analizaron detalladamente todas las descripciones originales de las especies en cuestión, se revisaron materiales de varios herbarios y fotografías solicitadas a los mismos u obtenidas de <http://plants.jstor.org>. Además se consultó en busca de duplicados de especímenes perdidos a los herbarios correspondientes. De acuerdo al caso, se procedió a la lectotipificación o neotipificación cuando fue necesario.

Para las especies *K. hosanensis* y *K. ignorata* no se pudieron realizar dibujos debido a la falta o mal estado del material.

Los mapas de distribución fueron obtenidos mediante el programa Quantum Gis v. 2.8 (2009) y señalan las localidades donde fueron coleccionados los ejemplares estudiados. Los datos de distribución, época de floración, hábitat, nombres vulgares, usos y color de las flores se han tomado de etiquetas de herbario, bibliografía consultada y de observaciones en el campo en el caso de algunas especies.

De acuerdo a los resultados del análisis cladístico, *Kaunia* sería monofilético si se incluye al género *Jaramilloa*. Como se indicó en el Capítulo IX, en el presente trabajo se considera que la circunscripción de *Kaunia* incluyendo a *Jaramilloa* requiere de un estudio más profundo que involucre a la segunda especie de este último género, así como también un nuevo análisis filogenético basado en datos moleculares.

En base a los resultados obtenidos en este trabajo de tesis en cada uno de los enfoques abordados, análisis multivariado, estudios morfológicos y anatómicos, análisis filogenético y biogeográfico el género *Kaunia* preliminarmente hasta que se defina el estatus de *Jaramilloa*, queda constituido por 11 especies (*K. camataquiensis*, *K. endyta*, *K. eucosmoides*, *K. gynoxymorpha*, *K. hosanensis*, *K. ignorata*, *K. lasiophthalma*, *K. longipetiolata*, *K. pachanoi*, *K. rufescens*, *K. saltensis*). Por otro lado se corrobora la

sinonimia propuesta por Robinson y Holmes (2008) para las especies *K. longipetiolata*, *K. uber* y *K. arbuscularis*; y la propuesta por Jørgensen et al. (2010) para *K. camataquiensis* y *K. grossidentata*.

1. Descripción de *Kaunia*

Kaunia R M. King y H. Rob.

Phytologia 47: 257. 1980.

ARBUSTOS o pequeños **ÁRBOLES** perennes, generalmente muy ramificados. Tallos erectos o ascendentes, cilíndricos o subcilíndricos, estriados, generalmente pubescentes cuando jóvenes y glabros cuando maduros.

HOJAS usualmente perennes o excepcionalmente caducas, opuestas, generalmente pecioladas (solo una especie con hojas sésiles), lámina generalmente ovada u obovada, a veces ovado-rómbica, ovado-elíptica, ovado-lanceolada o elíptica, oblonga, base cuneada, cuneada-redondeada o truncada, ápice agudo, obtuso o acuminado, glabras, subglabras o pubescentes, a veces glandulosas con tricomas glandulares castaños, en criptas del mesófilo, margen entero, ondulado, aserrado, crenado o groseramente dentado. Venación generalmente trinervada, a veces pentanervada o pinnatinervada.

CAPÍTULOS homógamos, isomorfos, con pedúnculos pubescentes, dispuestos en inflorescencias secundarias (= pseudoflorescencias) terminales, de tipo tirsoide o cimoide, generalmente hojosas.

INVOLUCRO acampanado, filarios 10-25, dispuestos en 2 o 3 series, oblongos, obovados u ovados, ápice obtuso o agudo, generalmente pubescentes, con tricomas simples y glandulares (tricomas glandulares biseriados vesiculares subtipo β).

RECEPTÁCULO plano o apenas convexo, desnudo, glabro o hirsuto en una especie, areolado.

FLORES 10-35 (45) por capítulo, hermafroditas, corolas maduras blancas o rosado-liláceas (usualmente cambiando con el desarrollo), infundibuliformes o tubuloso-infundibuliformes, con el tubo y el limbo gradualmente diferenciado, glabras o subglabras, limbo con 5 lóbulos deltoides tan largos como anchos a cerca de 1,5 veces más largos que anchos, glandulosos (tricomas glandulares biseriados vesiculares subtipo β), lisos sobre su superficie interna y papilosos en la externa, células del limbo estrechas con paredes laterales sinuosas; anteras con apéndice conectival desarrollado, ovado a

deltoideo, ápice redondeado, tecas de base obtusa o auriculada, collar anteral desarrollado rectangular (de ancho uniforme), las células más proximales a la antera rectangulares y las más distales cuadrangulares; estilo de ancho uniforme, base no ensanchada (sin nodo basal), ramas estigmáticas aproximadamente la mitad del largo total del estilo, lineares, ápice redondeado a subobtusos, papilosas en la zona estéril tanto ventral como dorsalmente, en la mayoría de las especies con tricomas glandulares en la cara interna, estilo inmerso en un nectario lobulado. **CIPSELAS** cilíndricas, simétricas o subasimétricas, estipitadas o no, 5 costadas, glandulosas (tricomas glandulares biseriados vesiculares subtipo β), generalmente seríceas con tricomas gemelos, que se ubican en las costillas y en mayor densidad cerca de la base; carpopodio usualmente distintivo, con células pequeñas, subcuadradas u oblongas, de paredes delgadas o engrosadas. **PAPUS** formado por numerosas cerdas capilares, ca. 20-33, dispuestas en una serie, escabrosas o barbeladas, connadas en la base formando un anillo, persistentes, células apicales con extremos redondeados o agudos. Granos de polen 20-27 μm de diámetro.

Especie tipo: *Eupatorium eucosmoides* B. L. Rob.

Etimología: El nombre *Kaunia* fue creado por King y Robinson en honor a Edward Kaun de Baltimore, quién les proveyó gran ayuda en la revisión de la tribu Eupatorieae.

Distribución geográfica: Argentina, Bolivia, Brasil, Ecuador, Paraguay y Perú.

2. Clave de las especies de *Kaunia*

- A - Hojas con láminas pubescentes en la cara abaxial..... **B**
 - B - Láminas con venación pinnatinervada..... *K. endyta*
 - B' - Láminas con venación trinervada o pentanervada..... **C**
 - C - Inflorescencia secundaria de tipo cimoide, receptáculo glabro.....*K. rufescens*
 - C' - Inflorescencia secundaria de tipo tirsoide, receptáculo piloso..*K. longipetiolata*
- A' - Hojas con láminas glabras o subglabras en la cara abaxial..... **D**
 - D - Láminas con venación pinnatinervada..... *K. gynoxymorpha*
 - D' - Láminas con venación tri o pentanervada (no pinnatinervada)..... **E**
 - E- Láminas con venación pentanervada.....**F**
 - F - Margen de la lámina crenado-aserrado o groseramente aserrado.....*K. hosanensis*
 - F' - Margen de la lámina ondulado.....*K. eucosmoides*
 - E' - Láminas con venación trinervada.....**G**
 - G- Láminas ovado-elípticas, de hasta 1 cm de ancho y 2 cm de largo, sésiles o subsésiles..... *K. pachanoi*
 - G' - Láminas ovadas, ovado-lanceolada u ovado-rómbica, de más de 1 cm de ancho y más de 5 cm de largo, pecioladas.....**H**
 - H - Estilos con tricomas glandulares ausentes.....*K. saltensis*
 - H' - Estilos con tricomas glandulares presentes.....**I**
 - I - Margenes de la lámina crenados..... *K. ignorata*
 - I' - Margenes de la lámina aserrados, a veces enteros.....**J**
 - J - Cipselas con tricomas gemelos ausentes...*K. lasiophthalma*
 - J' - Cipselas con tricomas gemelos presentes.....*K. camataquiensis*

3. Descripción de las especies de *Kaunia*

1. *Kaunia camataquiensis* (Hieron.) R. M. King y H. Rob. Phytologia 47: 257. 1980 (como “camataguiensis”) (Fig. 39 - 41).

Eupatorium camataquiense Hieron. Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie 40: 377. 1908. Tipo: — BOLIVIA. “Crescit prope Camataqui, alt. S. m. 2500 m loco aquoso, Febr. 1904, *K. Fiebrig 3069 pro parte*”. Lectotipo: B 10 0366430 (foto!), designado por Viera Barreto y Sancho, 2014; isoelectotipos: F 0050145!, fragmento GH00007583 (foto!), K 000500260 (foto!), US 00147520 (foto!).

Eupatorium grossidentatum Hieron. Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie 40: 377. 1908, nom illegit., non Mart. ex Colla (como *grossedentatum*). *Kaunia grossidentata* (Hieron.) R. M. King y H. Rob. Phytologia 47: 257. 1980. Tipo: — BOLIVIA. “Crescit prope Camataqui, alt. s. m. 2500 m loco aquoso, Febr. 1904, *K. Fiebrig 3069 pro parte*”. Lectotipo: GH00007693 (foto!) designado por Viera Barreto y Sancho, 2014; isoelectotipos S-R-8999 (foto!), LD 1061796 (foto!), G 00223766 (foto!), SI!

ARBUSTOS o pequeños árboles de hasta 2,5 m de altura. Tallos cilíndricos a subangulosos, leñosos, ramificados, levemente arqueados, ramas jóvenes pubescentes y verdosas, glabras y parduzcas al madurar, hojosos hasta la inflorescencia, entrenudos de 2-10 cm. HOJAS perennes, pecioladas, pecíolo de 1,1-2,5 cm, puberulento, lámina ovado-rómbica, 3,5-9,5 x 1,4-5,4 cm, base cuneada, ápice acuminado, glabras a subglabras en ambas caras, glandulosas, margen entero, apenas aserrado con dientes pequeños o groseramente aserrado, dientes irregulares, de 1-4 x 2-6 mm, venación trinervada, acródroma basal imperfecta. INFLORESCENCIAS cimoides densas, hojosas, terminales sobre los ejes primarios, ejes pubescentes. CAPÍTULOS pedunculados, pedúnculos 2-10 mm de longitud, con 1-3 brácteas, opuestas o alternas, 1,5-2 mm x 0,5 mm lineares, base abrazadora, ápice agudo. INVOLUCRO acampanado, filarios 12-16, dispuestos en 2 series, pubescentes y glandulosos, margen escarioso, fimbriado. Filarios externos obovados, agudos, 2,6-3,2 x 0,7-1 mm, internos oblongos, obtusos, 2,8-4 x 0,7-1 mm de ancho, membranáceos. RECEPTÁCULO glabro. FLORES 21-30, corolas blanquecinas, infundibuliformes, 4,5-5,5 mm de longitud, tubo glabro, lóbulos 0,5-0,7 x 0,5 mm, superficie externa glandulosa; anteras

1,5-2 x 0,4 mm, apéndice conectival 0,3-0,4 x 0,3-0,4 mm, tecas obtusas en la base, collar anteral 0,5 x 0,1 mm; estilo 7-9,5 mm de longitud, ramas del estilo 3,5-4,7 mm longitud, con tricomas glandulares mayormente en la zona estéril. CIPSELAS 2-2,6 mm de longitud, cilíndricas, angostadas en la base, subasimétricas, subestipitadas, glandulosas, seríceas sobre las costillas y en mayor densidad cerca de la base, carpopodio diferenciado, en forma de tapón. PAPUS formado por aproximadamente 22-31 cerdas barbeladas, connadas en la base formando un anillo de 15-25 hileras de células, 2,5-4,5 mm de longitud.

NOMBRES COMUNES: No se conocen.

FENOLOGÍA: Se ha encontrado florecida en los meses de Marzo a Julio.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Especie endémica del sur de Bolivia (Chuquisaca, Cochabamba, Potosí, O de Santa Cruz, Tarija) (Valenzuela Celis, 1993, Jørgensen et al., 2010) (Fig. 40)

ECOLOGÍA Y HÁBITAT: Corresponde a un elemento del bosque chiquitano semideciduo, Yungas y Valles secos, entre los 500-2500 m s.m. (Valenzuela Celis, 1993).

USOS: No se conocen.

ETIMOLOGÍA: El epíteto *camataquiensis* hace referencia a la localidad donde se colectó el material tipo “Camataqui” (Tarija, Bolivia).

OBSERVACIONES:

Notas nomenclaturales: Hieronymus nombra a esta especie como “camataquiense”, ya que proviene del lugar llamado “Camataqui”. En la nueva combinación, quizá por error de lectura, King y Robinson, nombran a esta especie como *E. camataguiense*, y por ende a la nueva combinación *Kaunia camataguiensis*. Siendo que el lugar de colecta se llama “Camataqui” y que Hieronymus usó el nombre *E. camataquiense*, la forma correcta de llamar a ésta especie sería *Kaunia camataquiensis*. *Eupatorium grossidentatum* es un nom. illegit, ya que presenta un homónimo anterior, *E. grossedentatum*, con un nombre casi igual. De todas formas, y siguiendo el Art. 58 1.1., del Código de Nomenclatura Botánica (Mc Neill et al., 2012), la nueva combinación *K. grossidentata* si puede usarse como un nombre legítimo. Si bien las dos combinaciones (*K. grossidentata* y *K. camataquiensis*) se publicaron en el mismo trabajo y en la misma página, el nombre correcto para esta sinonimia es *K. camataquiensis*. La combinación *K. grossidentata*, está basada en un nom. illegit. (*E. grossidentatum* Hieron.), por lo cuál, se considera como su fecha de publicación a la de la combinación (1980),

resultando posterior a la de *K. camataquiensis* (1908 para *E. camataquiense*, nombre en el que se basa).

E. grossidentatum y *E. camataquiense* fueron descritos en el mismo trabajo (Hieronymus, 1908). En la cita del material tipo de los dos protólogos se indica el mismo colector y número (Fiebrig 3069) con la leyenda “pro parte”, pero no se especifica cual de las “partes” corresponde a cada descripción. De hecho, en el trabajo de Hieronymus, el mismo autor indica que los dos materiales están muy cercanamente relacionados y que han sido colectados en el mismo lugar. Los materiales pertenecientes a las dos especies se diferenciaban por caracteres específicos en sus hojas, que pueden verse fácilmente, pero estudios posteriores han mostrado materiales con caracteres intermedios, es decir, con hojas similares a un tipo y a otro. Y si bien, en el traspaso de éstas dos especies al nuevo género *Kaunia* se mantuvieron como entidades separadas, a posteriori se ha planteado la sinonimia de estas dos especies (Jørgensen et al., 2010). Durante la revisión del género se estudiaron los materiales tipos de ambas especies, además de otros materiales adicionales y se pudo observar un gradiente entre los caracteres del margen de la lámina de las dos especies. Además, en el campo se pudo observar que en un mismo ejemplar se encontraron hojas con margen entero y margen dentado, lo que confirma que se trata de una misma especie con variabilidad morfológica en los márgenes de las láminas (Fig. 39 B).

MATERIAL ADICIONAL EXAMINADO:

BOLIVIA.

Dpto. Santa Cruz. Prov. Andrés Ibáñez: a 10 km, entre Palmasola y Lomas de Arena, 22/03/1994, *Hunziker, J. H. y Wilff, A. F. 13067* (SI). **Prov. Caballero:** 1,5 km on road to Puquina Arriba from Comarapa-Samaipata highway, 1775 m, 11/07/1998, *Nee, M y Atha, D. 50037* (F, MO). **Prov. Florida:** Along highway from Santa Cruz to Samaipata, 5 km (by road) SW of Angostura, 700 m, 17/05/1998, *M. Nee 49436* (F, NY); 25/08/2015, *Viera Barreto et al. 44* (LP).

Dpto. Cochabamba. Prov. Carrasco: Pojo, 1800 m, 04/11/1928, *Steinbach, J. 8618* (MO).

Dpto Chuquisaca. Prov. Samuel Oropeza: 1 km N of Puente Sucre (bridge over the Rio Pilcomayo), km 49 on the Sucre-Potosi road, near dividing line between the Depts. Of Chuquisaca and Potosi, 2000 m, 29/04/1963, *Ugent, D. y Ugent, V. 5140* (MO).

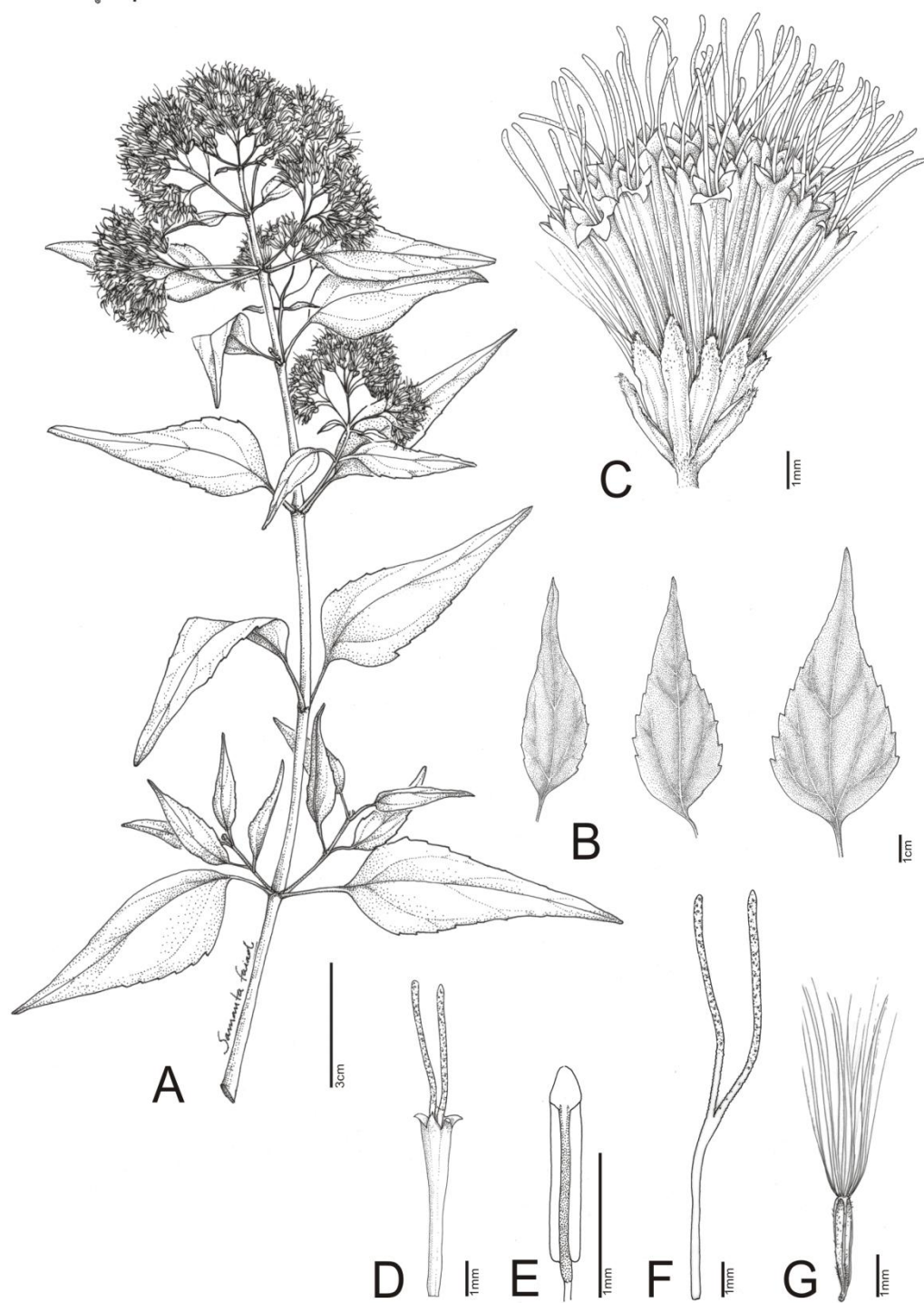


Figura 39. *Kaunia camataquiensis*. A, Rama con inflorescencia secundaria. B, Hojas con variación en el margen de la lámina. C, Capítulo. D, Flor sin cypsela ni papus. E, Estambre. F, Estilo. G, Cipsela y papus (A-G: Nee 49436, NY).

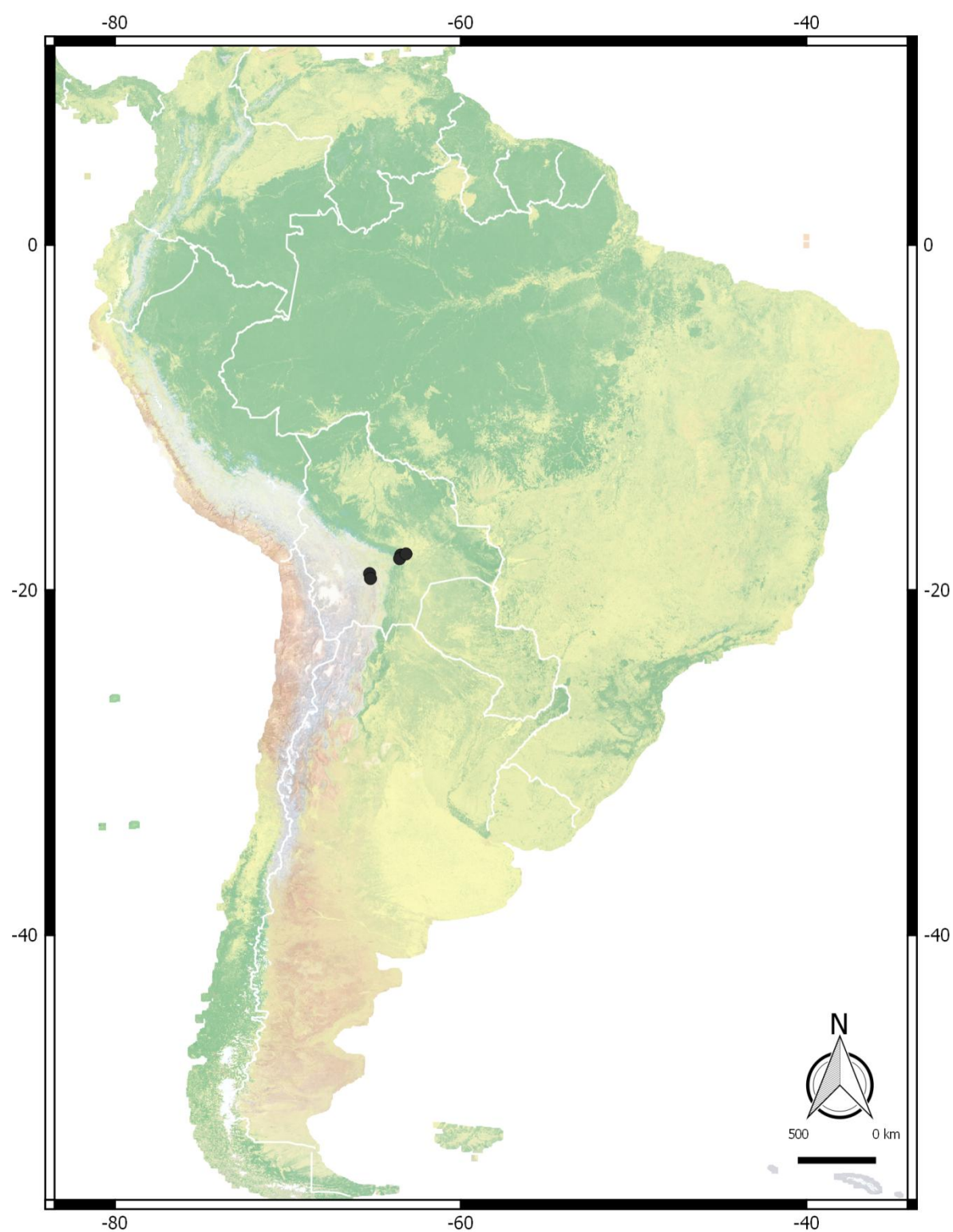


Figura 40. Distribución geográfica de *Kaunia camataquiensis*.

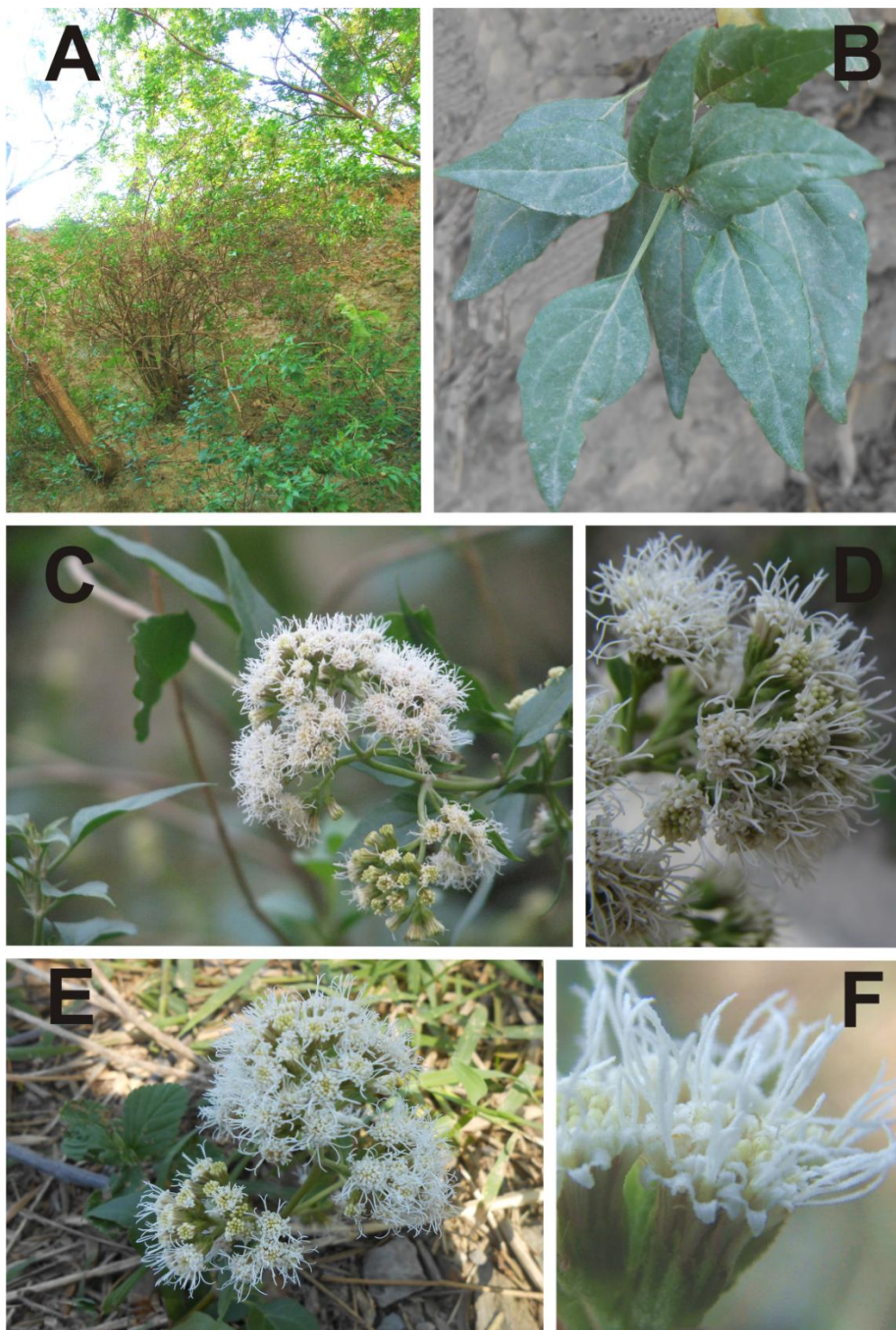


Figura 41. Fotografías de *Kaunia camataquiensis*. A, Hábito. B, Detalle de hojas. C, D y E, Inflorescencia secundaria. F, Detalle de capítulos.

2. *Kaunia endyta* (B. L. Rob.) R. M. King y H. Rob. *Phytologia* 47: 257. 1980 (Fig. 42 - 43).

Eupatorium endytum B. L. Rob. *Proceedings of the American Academy of Arts and Science* 55: 13 (1919). Tipo: —PERÚ. Puno: “between Sandia and the tambo Azalaya, on the way from Sandia to Chunchusmayo, among bushes at an altitude of 1500-2000 m, 5 June 1902, *Dr. A. Weberbauer 1074*”. Lectotipo: GH 00007650 (foto!), designado por Viera Barreto y Sancho, 2014.

Eupatorium sordescens DC. var. *bolivianum* Rusby. *Memoirs of the Torrey Botanical Club* 6 (1): 56 (1896). Tipo: — BOLIVIA: “between Guanai and Tipuani, Apr.-June 1892, [*Bang, M.*] 1464”. Holotipo: NY 00169199!; isotipos: GH GH00007972!, MICH1107389 (foto!), PH00013371 (foto!).

ARBUSTO de 1-2 m de altura. Tallos cilíndricos, ramificados, cubiertos de una pubescencia densa, corta, rojizo-amarronada, hojosos hasta la inflorescencia, entrenudos de 4-10 cm. HOJAS perennes, pecioladas, pecíolo de 1-2 cm, pubescente, lámina ovada, 4-12 x 2,6-6 cm, base cuneada-redondeada, ápice agudo, cara adaxial hirsutas, cara abaxial muy pubescente, glandulosa, margen ondulado, dientes irregulares, de 0,5-2 mm x 0,5-3 mm, venación pinnatinervada, acródroma imperfecta suprabasal, las venas nacen a 2-4 mm de la base. INFLORESCENCIAS cimoides, amplias, hojosas, terminales en los ejes primarios, ejes pubescentes. CAPÍTULOS pedunculados, pedúnculos 2-10 mm de longitud, con 1-3 brácteas, opuestas o alternas, lineares, ápice agudo, base abrazadora, de 1-2 x 0,5 mm. INVOLUCRO acampanado, filarios 16-24, dispuestos en 2 o 3 series, pubescentes y glandulosos, margen escarioso, fimbriado. Filarios externos ovado lanceolados, agudos, 2-3 x 0,6-1 mm, intermedios (cuando presentes) ovado-lanceolados, agudos, 3,5-4 x 0,8-0,9 cm, internos ovado-lanceolados, agudos, 3,7-4,6 x 0,4-0,7 mm de ancho, membranáceos. RECEPTÁCULO glabro. FLORES 30-45, corolas blanquecinas, tubuloso-infundibuliformes, 4-5 mm de longitud, tubo glabro, lóbulos deltoides 0,7-0,8 x 0,5 mm, superficie externa glandulosa, a veces con papilas alargadas en los bordes; anteras 1,2-1,3 x 0,4 mm, apéndice conectival 0,2-0,3 x 0,2-0,3 mm, tecas obtusas en la base, collar anteral 0,25 x 0,1 mm; estilo 7-8 mm de longitud, ramas del estilo 3,7-4 mm longitud, con tricomas glandulares entre las líneas estigmáticas. CIPSELAS 2-mm de longitud, cilíndricas, subasimétricas y estipitadas,

glandulosas, pelos gemelos ausentes, angostadas en la base, carpopodio diferenciado, en forma de tapón. PAPUS formado por aproximadamente 22-30 cerdas barbeladas, connadas en la base en un anillo formado por 15-25 hileras de células, 2-3,7 mm de longitud.

NOMBRES COMUNES: No se conocen.

FENOLOGÍA: Se ha encontrado florecida entre los meses de Abril a Junio, y Diciembre-Enero.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Especie nativa del norte de Bolivia (La Paz) y sur de Perú (Puno) (Brako y Zarucchi, 1993, Jørgensen et al., 2010) (Fig. 43).

ECOLOGÍA Y HÁBITAT: Es un elemento característico de zonas bajas y los Andes de Bolivia, encontrándose en el bosque húmedo, Yungas y valles secos, a una elevación de entre 500-1500 (Jørgensen et al., 2010). Citada en Bolivia también para la región de Madidi, en el bosque montano entre los 500 y 1500 m (Jørgensen et al., 2005). En Perú, se encuentra en la región andina de Puno, entre los 1000-2000 m s.m. (Brako y Zarucchi, 1993) y también fue citada para la parte inferior del valle de Sandia, entre 1500 y 2000 m (Weberbauer, 1945).

USOS: No se conocen.

OBSERVACIONES: En la lista preliminar de las plantas vasculares de Bolivia, Hind (2011) aclara que Koster (1945) cita esta especie para Brasil y Perú. Sin embargo, en base a los materiales estudiados en esta revisión no se ha podido corroborar la presencia de esta especie en Brasil. King y Robinson (1987) la citan solo para Perú, pero ha sido encontrada también en Bolivia.

En base a los materiales tipos y el material adicional examinado se apoya la sinonimia de *Kaunia endyta* con *Eupatorium sordescens* DC. var. *bolivianum* Rusby.

MATERIAL ADICIONAL EXAMINADO:

BOLIVIA.

Dpto. La Paz. Prov. Murillo: Valle de Zongo, 900-950 m, 7/07/2010, *Beck, S. G.* 32690 (LP). **Prov. Nor Yungas:** Cerca de Chusipata, 3020 m, 14/01/1984, *Zardini, E.* 2013(MO). **Prov. Larecaja:** Guanai-Tipuani, 00/04-06/1892, *Bang, M.* 1464(GH, NY). **Prov. Sud Yungas:** Chulumani 25 kms hacia Asunta, pasando Tajma, 1440 m, 27/06/1985, *Beck, S. G.* 12046 (LPB); Chulumani, 6 km hacia Ocobaya, entrando por la quebrada del río Cala Cala, 1600 m, 30/12/2006, *Beck, S. G. et al.* 29751 (LP).

PERÚ

Dpto. Puno. Prov. Sandia: Near Pajonal, on trail, 1000-1300 m, 26/05/1942, *Metcalf*,
R. D. 30623(MO) (El material de GH bajo el mismo número no corresponde a un
ejemplar del género *Kaunia*).

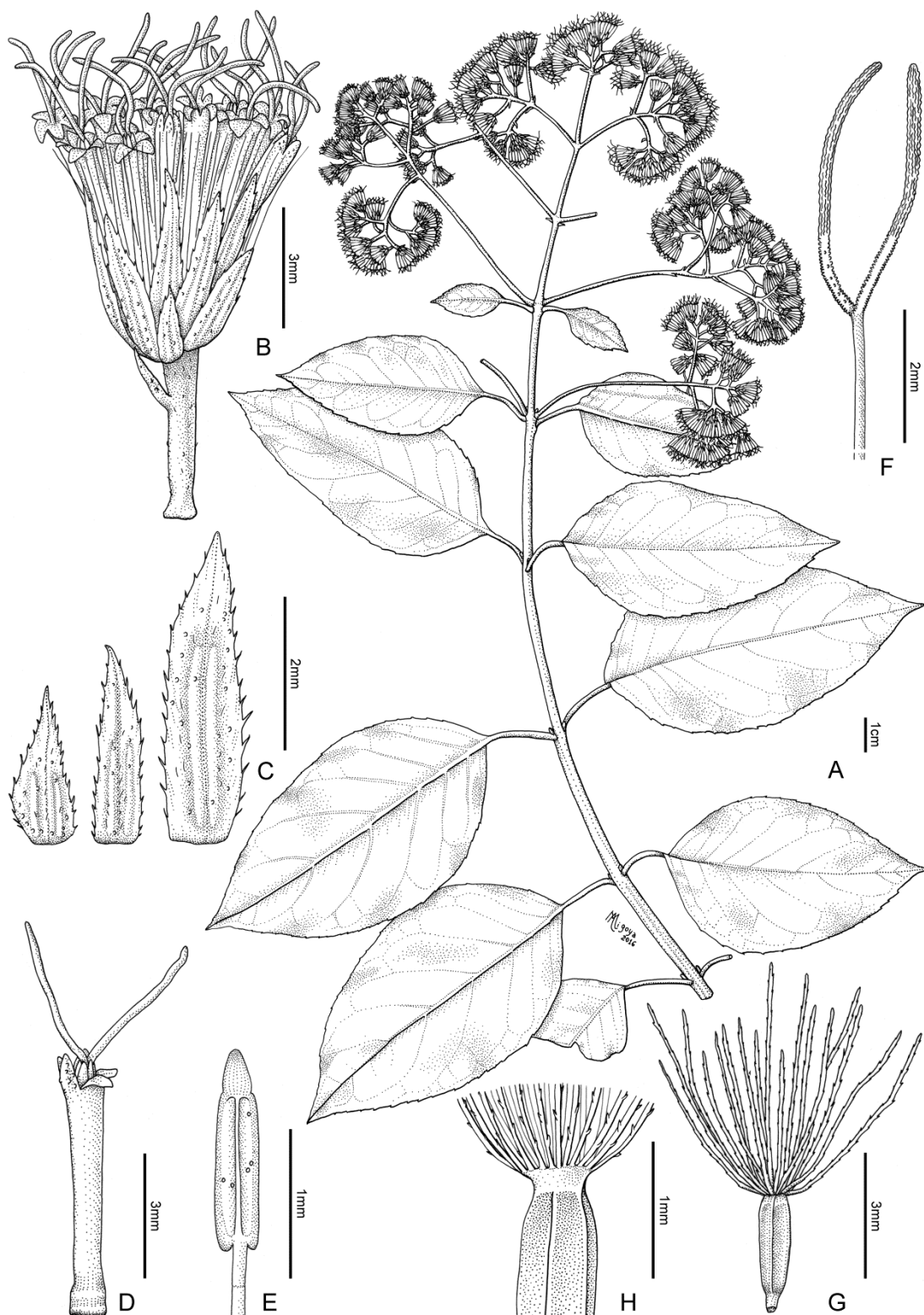


Figura 42. *Kaunia endyta*. A, Rama con inflorescencia secundaria. B, Capítulo. C, Filarios, más externos a más internos de izquierda a derecha. D, Flor sin cipsela ni papus. E, Estambre. F, Estilo. G, Cipsela y papus. H, Detalle de anillo formado por base de cerdas del papus (A-H: Beck 32690, LP).

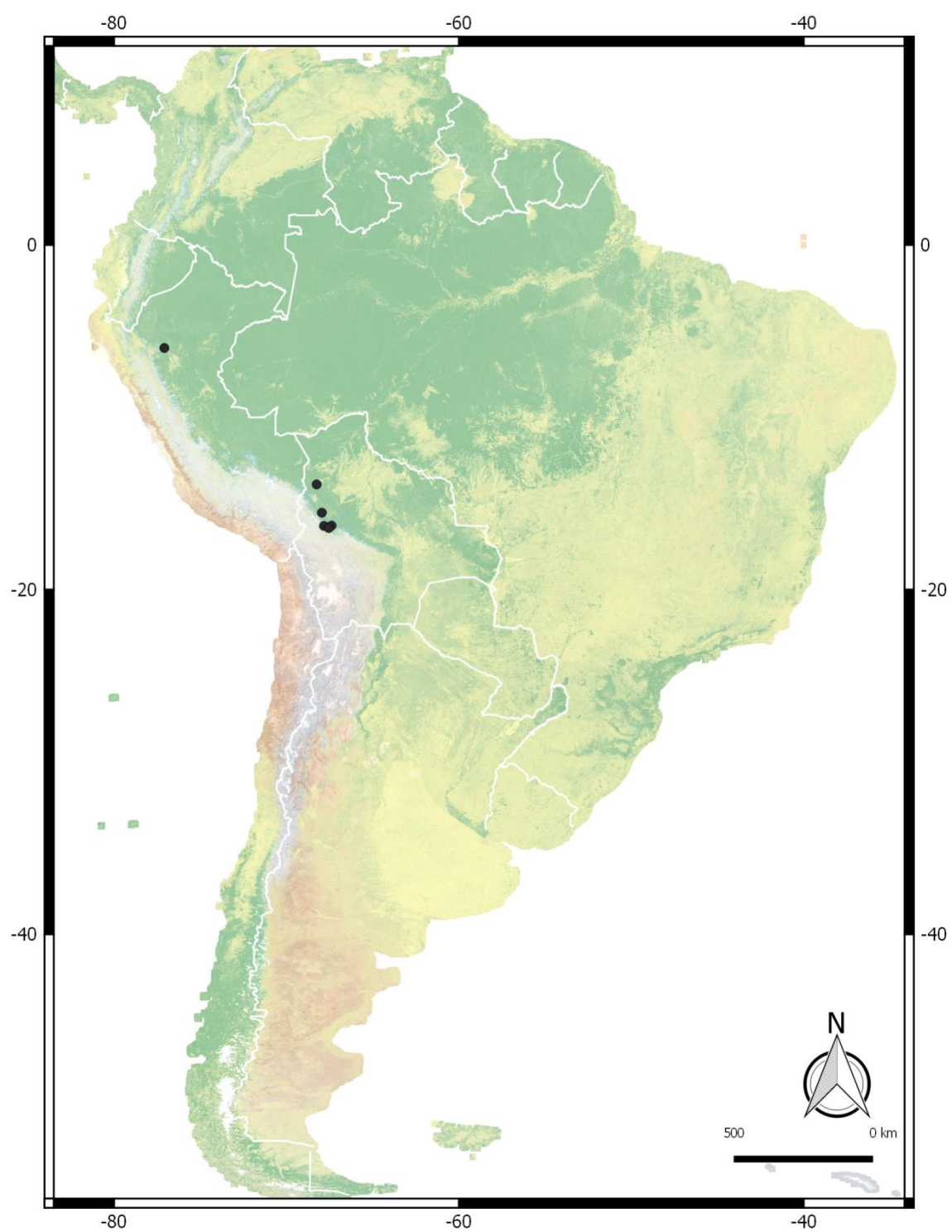


Figura 43. Distribución geográfica de *Kaunia endyta*.

3. *Kaunia eucosmoides* (B. L. Rob.) R. M. King y H. Rob. Phytologia 47: 257. 1980 (Fig. 44 - 45).

Eupatorium eucosmoides B. L. Rob. Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University 75: 6. 1925. Tipo: — PERÚ. “Mathews 1123”. Holotipo: P 00007650 (foto!); isotipos: GH00007658 (fragmento)!, F0043563F (fragmento)!

ARBUSTO de hasta 4 m. Tallos cilíndricos, ramificados, ramas arqueadas rojo-
amarronadas, hojosas hasta la inflorescencia, entrenudos de 3-6,5 cm. HOJAS perennes,
pecioladas, pecíolo de 1,5-3 cm, glabros, lámina ovado-lanceolada, 5-12 x 2-6 cm, base
cuneada-redondeada, ápice acuminado, margen ondulado, dientes irregulares, de 0,5-1,5
x 1-3 mm, glabras a subglabras en ambas caras, sin tricomas glandulares, venación
pentanervada, acródroma imperfecta suprabasal, las venas nacen a 5 mm de la base.
INFLORESCENCIAS cimoides, densas, hojosas, terminales en ejes primarios, ejes
apenas puberulentos. CAPÍTULOS pedunculados, pedúnculos 5-10 mm de longitud,
con 1-4 brácteas, opuestas o alternas, lineares, 1 x 0,5 mm, base abrazadora, ápice
agudo. INVOLUCRO acampanado, filarios 13-17, dispuestos en 2 series, ovado-
lanceolados, márgen escarioso, fimbriado, con esteroma asociado al tejido vascular,
membranáceos Filarios externos pubescentes y glandulosos, subagudos, 2,5 x 0,6 mm;
filarios internos agudos, 2,9 x 1 mm, glabros. RECEPTÁCULO glabro. FLORES 23-30,
corolas blanquecinas, con los lóbulos rosados, infundibuliformes, de 4-5 mm de
longitud, tubo glabro, lóbulos 0,7 - 0,8 x 0,5 mm, superficie externa glandulosa, a veces
con papilas alargadas en los bordes; anteras 1,5-1,8 x 0,4 mm, apéndice conectival 0,2-
0,3 x 0,2 mm, tecas obtusas en la base, collar anteral 0,5 x 0,1 mm, estilo 9-9,2 mm de
longitud, ramas del estilo 4,5-5,2 mm longitud, con tricomas glandulares entre las líneas
estigmáticas. CIPSELAS 2-2,3 mm de longitud, cilíndricas, angostadas en la base,
simétricas y estipitadas, glandulosas, seríceas sobre las costillas y en más densamente
cerca de la base, carpopodio diferenciado, en forma de tapón. PAPUS formado por
aproximadamente 20-21 cerdas barbeladas, connadas en la base formando un anillo de
15-25 hileras de células, 2,4-3,9 mm de longitud.

NOMBRES COMUNES: No se conocen.

FENOLOGÍA: Se ha encontrado florecida en el mes de Abril

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Especie endémica del sur de Perú (Ayacucho)
(Brako y Zarucchi, 1993) (Fig. 45).

ECOLOGÍA Y HÁBITAT: Habita en lugares más bien secos, matorrales entre los 2500-3000 m s.m. (Brako y Zarucchi, 1993).

USOS: No se conocen.

ETIMOLOGÍA: El epíteto *eucosmoides* hace referencia a la similitud con la especie boliviana *Eupatorium eucosmum* B. L. Rob; actualmente considerada sinónimo de *Kaunia saltensis*. En la descripción original el autor aclara que se diferencia de la misma por las hojas con margen groseramente dentado, filarios más cortos y anchos y capítulos con menor número de flores.

OBSERVACIONES: Esta especie se encuentra en el libro rojo de las plantas endémicas de Perú (Beltrán et al., 2006), y ha sido categorizada como DD (datos insuficientes), debido a la falta de información y colectas de la misma. El autor menciona en la descripción original que el material depositado en el Museo de Historia Natural de París es parte de una colección de plantas del interior de Perú de Alexander Mathews y entregada o vendida por él mismo a Gaudichaud mientras, él visitó Perú en 1836-37.

MATERIAL ADICIONAL EXAMINADO:

PERU.

Dpto. Ayacucho. Prov. La Mar, distrito Anco: Río Mantaro Valley, 2500 m, 30/04/01929, Killip, E. P. y Smith, A. C. 22179 (GH, US).

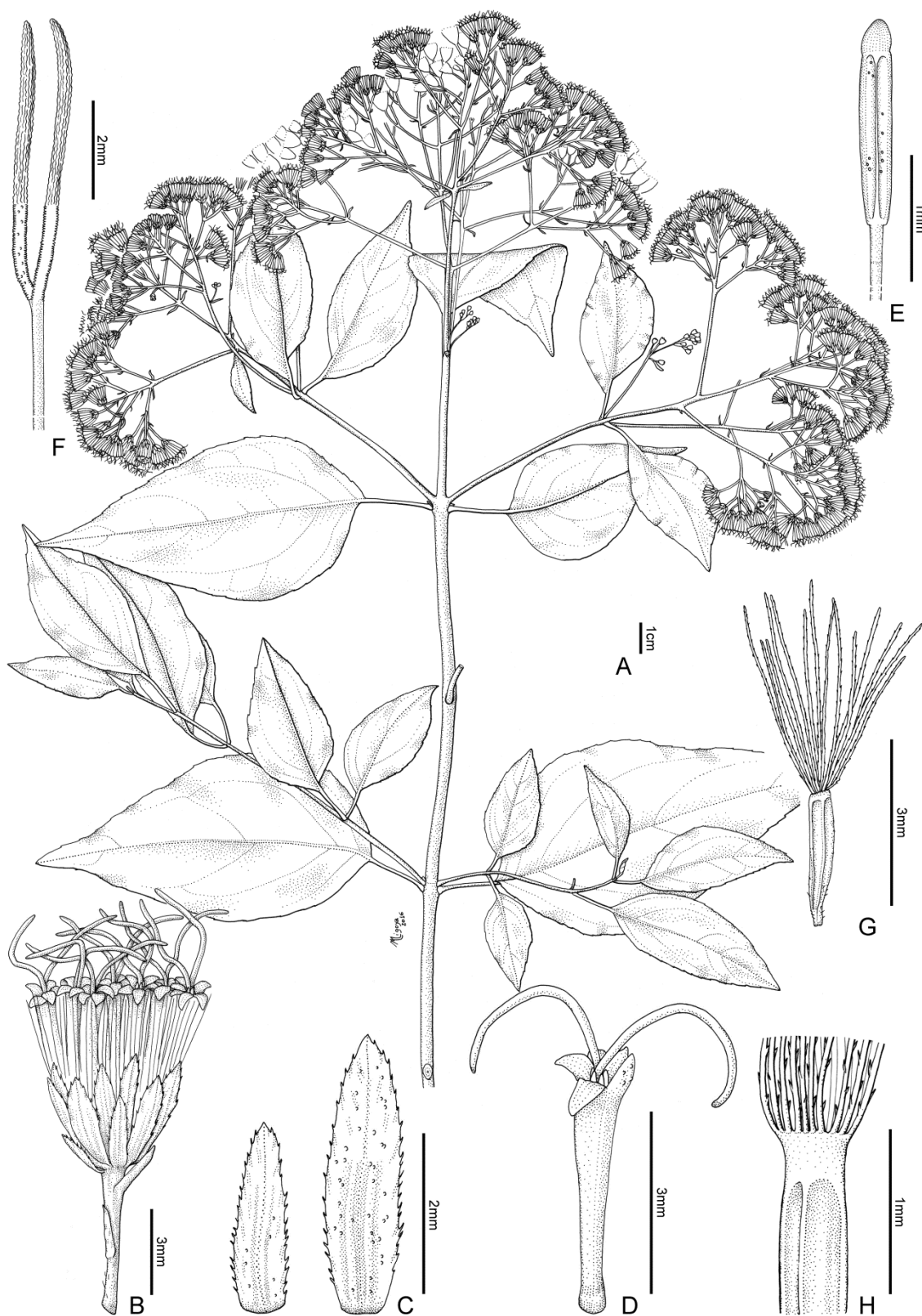


Figura 44. *Kaunia eucosmoides*. A, Rama con inflorescencia secundaria. B, Capítulo. C, Filarios, externo a la izquierda, interno a la derecha. D, Flor sin cipsela ni papus. E, Estambre. F, Estilo. G, Cipsela y papus. H, Detalle de anillo formado por base de cerdas del papus (A-H: Killip y Smith, 22179, GH).

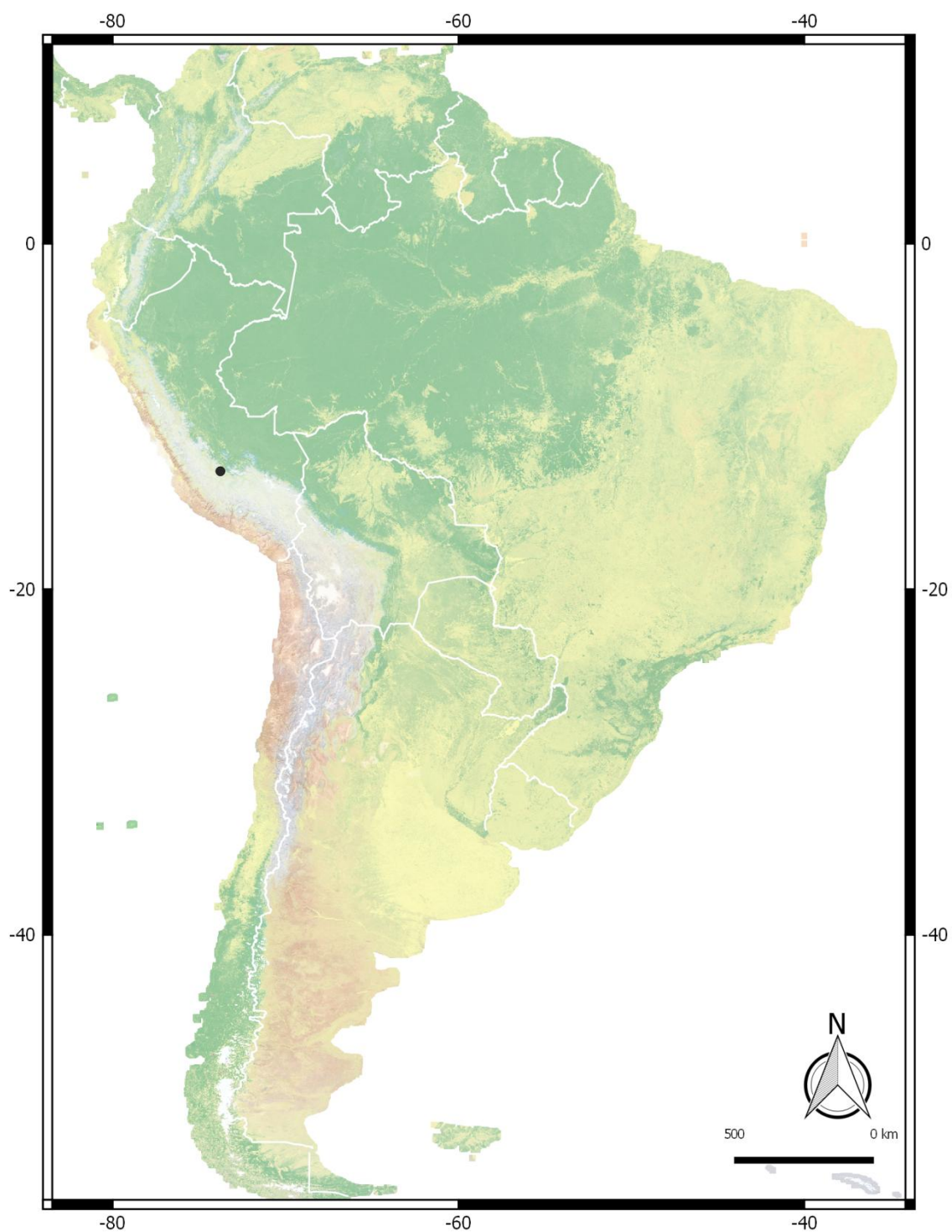


Figura 45. Distribución geográfica de *Kaunia eucosmoides*.

4. *Kaunia gynoxymorpha* (Rusby ex B. L. Rob.) R. M. King y H. Rob. Phytologia 47: 257. 1980 (Fig. 46 - 48).

Eupatorium gynoxioides Rusby, Bulletin of New York Botanical Garden 4 (14): 380 (1907), non *E. gynoxoides* Wedd. *Eupatorium gynoxymorphum* Rusby ex B. L. Rob., Contr. Gray Herb. 61: 7 (1920), como nom. nov. basado en *E. gynoxioides* Rusby. Tipo:—BOLIVIA “A scarce tree, 15 to 20 ft, high, with light-red flowers, in wet forest-mould”. Coripata, Yungas, May 16, 1984, *Bang 2194*”. Holotipo: NY00169204!, isotipos: CORD00005337 (foto!), E00413720 (foto!), GH00007695!, K000500259 (foto!), M0029595 (foto!), MICH1107366 (foto!), MO-714312!, NY00169026!, PH00008361 (foto!), US00147616 (foto!), Z000053961.

ARBUSTO o pequeños árboles de hasta 6 m. Tallos cilíndricos, ramificados, con ramas curvas ascendentes, puberulentas, hojosos hasta la inflorescencia, entrenudos de 2-5 cm. HOJAS perennes, pecioladas, pecíolo de 1,5-3 cm, puberulento, lámina ovada, 7,5-14,5 x 3-8 cm, base levemente cuneada o truncada, ápice agudo, margen entero, crenado con dientes grandes e irregulares, 1-3 x 3-10 mm, glabras a subglabras en ambas caras, con glándulas castañas, redondeadas, en criptas del mesófilo, venación pinnatinervada, acródroma imperfecta suprabasal, las venas nacen a 6-10 mm. INFLORESCENCIAS cimoides, hojosas, terminales sobre ejes primarios, ejes pubescentes. CAPÍTULOS pedunculados, pedúnculos 5-13 mm de longitud, con 1-2 brácteas, alternas, lineares, de 1-2 x 0.5 mm, ápice agudo, base abrazadora. INVOLUCRO acampanado, filarios 15-24, dispuestos en 2 series, pubescentes y glandulosos, márgen fimbriado. Filarios externos ovado-lanceolados, agudos, 3-3,6 x 1-1,4 mm, internos ovado-lanceolados, agudos, 3,5-4,2 mm x 0,6-0,9 mm, membranáceos. RECEPTÁCULO glabro. FLORES 30-40, corolas blanquecinas, tubuloso-infundibuliformes, 4-4,5 mm de longitud, tubo glabro, lóbulos 0,5 x 0,5 mm, superficie externa glandulosa; anteras 1,1-1,3 mm x 0,4 mm, apéndice conectival 0,2-0,3 x 0,3 mm, tecas auriculadas en la base, collar anteral 0,5 x 0,1 mm; estilo 6,5-8,5 mm de longitud, ramas del estilo 3-4,5 mm longitud, tricomas glandulares en el estilo ausentes. CIPSELAS 2,1-2,5 mm de longitud, cilíndricas, angostadas en la base, simétricas y estipitadas, glandulosas, pelos gemelos ausentes, carpopodio diferenciado, cilíndrico. PAPUS formado por aproximadamente 20-26 cerdas barbeladas, connadas en la base en un anillo formado por 15-25 hileras de células, 1,8-3,8 mm de longitud.

NOMBRES COMUNES: "Paichané" (Bolivia, Florida).

FENOLOGÍA: Se ha encontrado florecida entre los meses de Mayo y Septiembre.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Especie endémica del centro-norte de Bolivia (La Paz, Santa Cruz) (Valenzuela Celis, 1993, Jørgensen et al., 2010) (Fig. 47).

ECOLOGÍA Y HÁBITAT: Componente del bosque altomontano, selva Tucumano-Boliviana, Yungas y Valles secos, entre los 1000 m s.m. y 3000 m s.m. (Valenzuela Celis, 1993, Jørgensen et al., 2010).

USOS: No se conocen.

ETIMOLOGÍA: El epíteto *gynoxymorpha* ("forma de gynoxy") hace referencia al nombre en el que se basa esta especie (gynoxioides).

OBSERVACIONES: Notas nomenclaturales: B. L. Robinson (1920) genera un nombre sustituto (*E. gynoxymorphum*) para el *E. gynoxioides* de Rusby (aclara que con permiso del mismo), justificando que es muy similar y difiere por una sola letra de la especie colombiana *E. gynoxioides* de Weddel. Luego de consultar a los autores y a otros botánicos deciden que no es deseable perpetuar nombres tan similares de dos especies andinas y del mismo género que podrían llevar a confusión.

MATERIAL ADICIONAL EXAMINADO:

BOLIVIA.

Dpto. Santa Cruz. Prov. Florida. Bermejo, 5 km al E subiendo hacia el sillar- Tres Cruces. Camino del gaseoducto y zona de la antena, 1500 m, 02/08/1996, *Vargas C., I. G. 5048* (NY); 10,5 km by road to the antennas of Cerro Sillar, from turnoff at Bermejo of Santa Cruz- Samaipata highway, 1450-1525 m, 17/05/1998, *Nee, M. 49399* (F).

Prov. Ichilo. "Cerro Amboró"- Parque Nacional de Amboró. Between the camp used to reach the summit and the grasslands about 2 km N of the summit, 60 km W of Santa Cruz, 1150-1300 m, 23/09/1990, *Lewis, M. y Clark, R. 37739* (LPB, MO).

Dpto. La Paz. Prov. Franz Tamayo: Senda Apolo-San José de Uchupiamonas, a una hora del Naranjal hacia la izquierda del camino, 1780 m, 11/5/2002, *Miranda, T. et al. 221* (MO). **Prov. Inquisivi:** "Cerro Choro"- Along the trail on the ridge leading to Cerro Choro, between Río Isi Taxaña (Río Khenwani on map), between Parrillada at 2150 m and 3000 m, 20 km NNW of Choquetanga, 2900-3000 m, 23/09/1991, *Lewis, M. 40446* (LPB, MO); "Abra de Alto Polea"- Along the road between Alto Polea and Poqueloque where it crosses the pass, 2780 m, 05/06/1990, *Lewis, M. 37357* (MO). **Prov. Larecaja:** Sorata, 2650 m, 10-12/09/1947, *Scolnik, R. y Luti, R. 549* (LP); Tipuani-Valley:

Hacienda Casana, 1400 m, 06/08/1922, *Buchtien, O.* 7550 (F, LP, NY). **Prov. Murillo:** Trail from Estancia Islani Bajo to water intake for hydroelectric projects along Río Chuchulluni, 1 km W of Estancia Islani Bajo and Planta Hidroeléctrica Jarca, 1700-2050 m, *Nee, M. y Bohs, L.* 49760 (F, MO, NY); Valle de Zongo, vic. of the Escuela Cambaya, 28,3 km N of (below) La Cumbre, 2560-2800 m, 10/05/1990, *Luteyn, J. L. y L. J. Dorr* 13598 (MO). **Prov. Nor Yungas:** 16,5 km al noreste (debajo) de Chuspipata por el camino a Coroico (Yolosa), 1900 m, 28/08/1988, *Solomon, J. C.* 18480 (NY, MO); 16,2 km NE (below) Chuspipata (13,5 km S of Yolosa), 1900 m, 19/07/1982, *Solomon, J. C.* 8035 (MO); arriba del final del camino a Chairó, 2350 m, 21/06/1997, *Beck, St. G.* 23059 (LPB); Coroico, subiendo el Cerro de Uchumachi, 2450 m, 08/05/2005, *Beck, St. G.* 30434 (LP). **Prov. Sud Yungas:** Puerto Linares 61 km hacia San Borja, Cerro Pelado, 1100 m, 14/07/1979, *Beck, St. G.* 1744 (SI).



Figura 46. *Kaunia gynoxymorpha*. A, Rama con inflorescencia secundaria. B, Variación del margen y forma de la lámina. C, Capítulo. D, Filarios, externo a la izquierda, interno a la derecha. E, Flor sin cipsela ni papus. F, Estambre. G, Estilo. H, Cipsela y papus. I, Detalle de anillo formado por base de cerdas del papus (A-I: Nee y Bohls 49760, F).

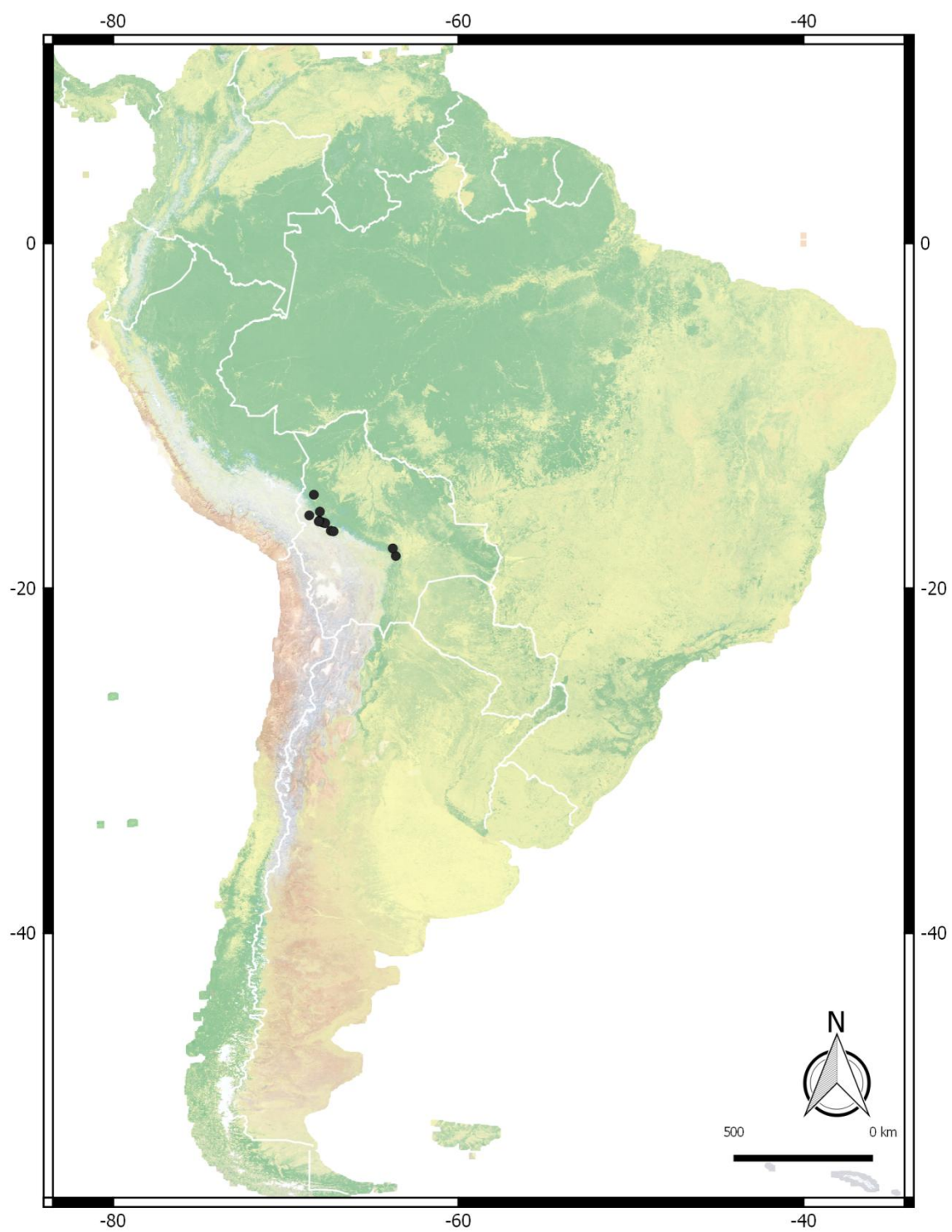


Figura 47. Distribución geográfica de *Kaunia gynoxymorpha*.



Figura 48. Fotografía de inflorescencia de *Kaunia gynoxymorpha*. Tomada de A. Fuentes en Catálogo de Bolivia, Jørgensen et al., 2010;
<http://tropicos.org/Image/100002072?projectid=13&langid=66>)

5. *Kaunia hosanensis* (B. L. Rob.) R. M. King y H. Rob. Phytologia 47: 257. 1980.
Eupatorium hosanense B. L. Rob. Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University 100: 14. 1932. Tipo: —BOLIVIA. Santa Cruz: “Rio Blanco, Cerro Hosana, alt. 1200 m, 12 Aug 1917, *Steinbach, J.3368*”. Holotipo: B (no hallado); isotipo GH 00007706 (fragmento y foto!) (Fig. 49).

ARBUSTO de 2-3 m de altura. Tallos subcilíndricos, con pocas costillas, amarronados, glabros al madurar, hojosos hasta la inflorescencia, entrenudos de 3-4,5 cm. HOJAS perennes, pecioladas, pecíolos de 2,5-5,5 cm, lámina ovada, 5-9 x 3,5-6 cm, redondeada o subcordada, ápice obtuso o acuminado, base levemente cuneada, margen crenado-aserrado o groseramente aserrado, dientes irregulares, glabras en ambas caras, venación pentanervada desde cerca de la base. INFLORESCENCIAS cimoides densas, terminales. CAPÍTULOS pedunculados. INVOLUCRO campanulado, filarios ca.17, dispuestos en ca. 3 series, ovados, obtusos, glabros, margen sub-fimbriado. FLORES ca. 30, corolas rosado-blanquecinas, 4mm de longitud. CIPSELAS 2,5 mm de largo, glabras. PAPUS formado por aproximadamente 20 cerdas, del mismo largo que la corola.

NOMBRES COMUNES: No se conocen.

FENOLOGÍA: El material se colectó en flor en el mes de Agosto.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Especie conocida hasta ahora solo para Bolivia (O de Santa Cruz)

ECOLOGÍA Y HÁBITAT: Corresponde a un elemento de valles secos, entre 1000-1500 m (Jørgensen et al 2010).

USOS: No se conocen.

ETIMOLOGÍA: El epíteto *hosanensis* hace referencia al lugar dónde fue colectado el material tipo y hasta el momento el único conocido para esta especie, el Cerro Hosana.

OBSERVACIONES: Para ésta especie solo se conoce el material tipo, ya que no se han encontrado colectas posteriores al mismo. Por tal motivo se transcribe la descripción de la especie del protólogo. Se sigue nombrando en los distintos catálogos (ej. Foster, 1958 y Jørgensen et al., 2010), pero no ha sido nuevamente colectada.



Figura 49. Fragmento del material tipo depositado en el herbario GH.

6. *Kaunia ignorata* (Hieron.) R. M. King y H. Rob. Phytologia 47: 257. 1980 (Fig. 50 – 51).

Eupatorium ignoratum Hieron. Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie 40: 379. 1908. Tipo: — BOLIVIA. “Santa Cruz, 1600 m.”, May 1892, *O. Kuntze s.n.* Lectotipo: NY 00169056!, designado por Viera Barreto y Sancho, 2014.

ARBUSTO de hasta 2 m de altura. Tallos subcilíndricos, ramificados, puberulentos cuando jóvenes y glabros al madurar, hojosos hasta la inflorescencia, entrenudos de 3-4 cm. HOJAS perennes, pecioladas, pecíolo de 0,5-1 cm, puberulento, hojas péndulas, usualmente plegadas sobre la vena media lámina ovado-lanceolada, 1,5-4,5 x 1-4 cm, base cuneado-redondeada, ápice acuminado, glabras en ambas caras, glandulosas, margen crenado, dientes irregulares, venación trinervada, acródroma imperfecta suprabasal, las venas nacen a 1-2 mm de la base. INFLORESCENCIAS cimoides densas, hojosas, terminales en los ejes primarios, ejes tomentulosos. CAPÍTULOS pedunculados, pedúnculos 1-8 mm de longitud, con 1-3 brácteas, opuestas o alternas, 1,5-2 x 0,5 mm, lineares, base abrazadora, ápice agudo. INVOLUCRO acampanado, filarios 12-17, dispuestos en 2 o 3 series, pubescentes y glandulosos, margen escarioso, fimbriado, con esteroma asociado al tejido vascular. Filarios externos oblongos, subagudos, 2-2,2 x 0,5-0,7 mm, intermedios (cuando presentes), oblongos, subagudos, 2,5-3 x 1 mm, internos oblongos, agudos, 2,5-3,6 mm x 0,6-0,9 mm, membranáceos. RECEPTÁCULO glabro. FLORES 22-27, corolas blanquecinas, infundibuliformes, 4-5 mm de longitud, tubo glabro, lóbulos 0,5-0,9 x 0,5 mm, superficie externa glandulosa, algunos pueden presentar papilas alargadas en sus extremos; anteras 1,7-2 x 0,4 mm, apéndice conectival 0,2-0,3 x 0,3-0,4 mm, tecas obtusas en la base, collar anteral 0,3-0,4 x 0,1 mm; estilo 7-9,8 mm de longitud, ramas del estilo 3-4,5 mm longitud, con tricomas glandulares entre las líneas estigmáticas y en la zona estéril. CIPSELAS 2-2,8 mm, cilíndricas, no angostadas en la base, subasimétricas y estipitadas, glandulosas, seríceas sobre las costillas, carpopodio diferenciado, en forma de tapón. PAPUS formado por aproximadamente 24-30 cerdas barbeladas, connadas en la base en un anillo formado por 5-10 hileras de células, 2,8-4,5 mm de longitud.

NOMBRES COMUNES: No se conocen.

FENOLOGÍA: Florece en los meses de Marzo, Mayo (Hind, 2011), Julio y Agosto.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Especie endémica del sur de Bolivia (Santa Cruz y Potosí) (Jørgensen, et al 2010) (Fig. 51).

ECOLOGÍA Y HÁBITAT: Corresponde a un elemento del bosque chiquitano semideciduo, Yungas y Valles secos, entre los 1500-2500 m s.m. (Jørgensen et al., 2010).

USOS: No se conocen.

OBSERVACIONES: En la descripción original, Hieronymus (1908) comenta que en un primer momento tomó al material tipo de ésta especie como una variedad de *Eupatorium longipetiolatum* (sin publicarla), pero que luego lo consideró una nueva especie en base a varias diferencias, como las hojas glabras, los bordes crenados de las láminas, mayor tamaño de los capítulos con, a su vez, mayor cantidad de flores, etc. (Hieronymus, 1908).

MATERIAL ADICIONAL EXAMINADO:

BOLIVIA.

Dpto. Santa Cruz. Prov. Caballero: 1,5 km on road to Puquina Arriba from Comarapa-Samaipata highway, 1775 m, 11/07/1998, *Nee, M y Atha, D.* 50035 (NY, MO).

Dpto Potosí. Prov. Cornelio Saavedra: Betanzos 86 kms hacia Sucre dentro isla de rocas en el Río Tanana, 2650 m, 27/03/1979, *Beck, S. G.* 856 (LPB)

Dpto. Cochabamba. Prov. Carrasco: Pojo, 1800 m, 04/11/1928, *Steinbach, J.* 8618 (MO).



Figura 50. Lectotipo de *Kaunia ignorata* (NY), designado por Viera Barreto y Sancho (2014).

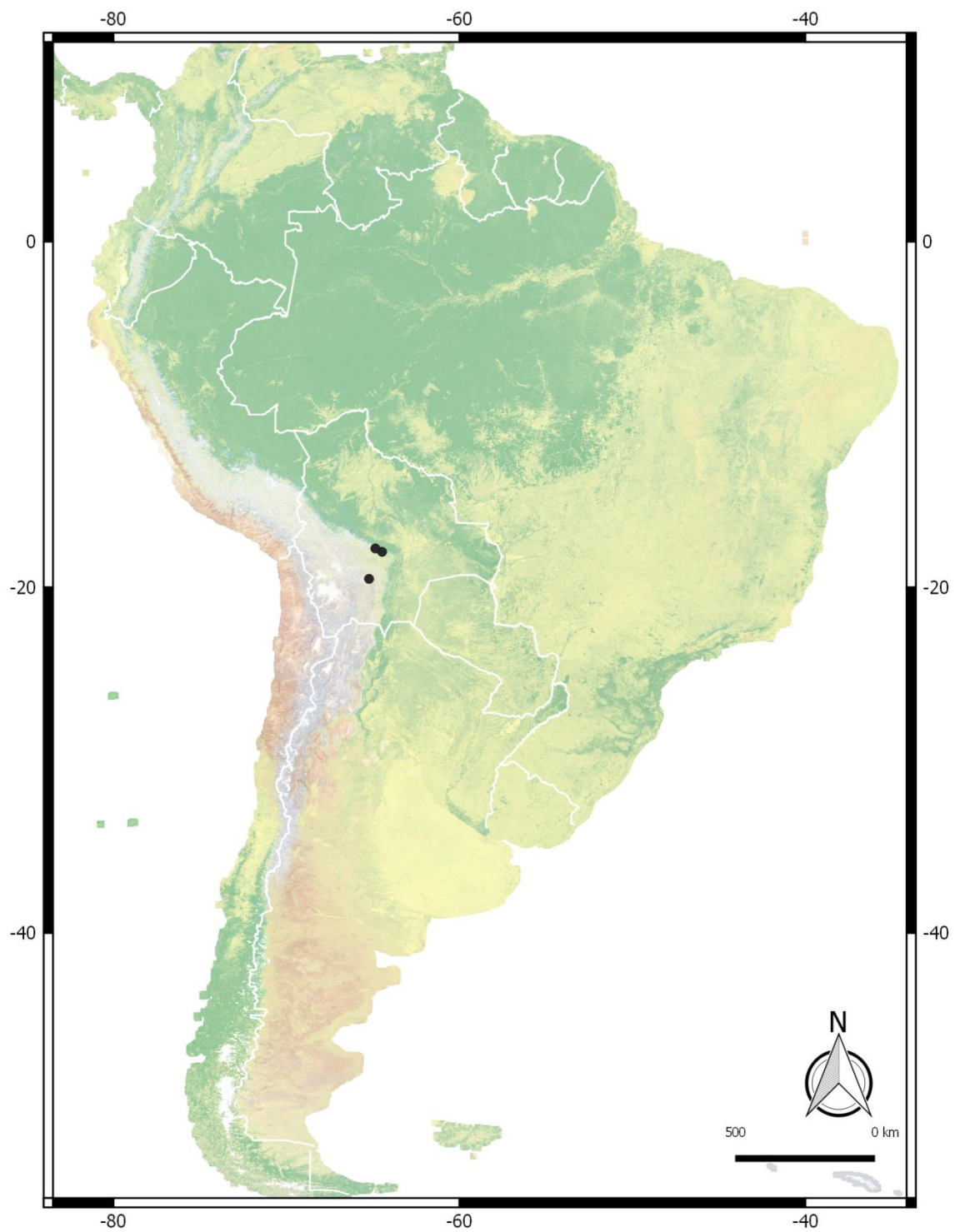


Figura 51. Distribución geográfica de *Kaunia ignorata*.

7. *Kaunia lasiophthalma* (Griseb.) R. M. King y H. Rob.

Phytologia 47: 259. 1980 (Fig. 52 – 54)

Eupatorium lasiophthalmum Griseb. Abhand. Königl. Ges. Wiss. Göttingen 19 (1): 167. 1874. Tipo: —ARGENTINA. Tucumán: “Cuesta de Siambón (inter Siambon et Juntas)”, Marzo 1872, *P.G. Lorentz* 508. Holotipo: GOET 001519 (foto!); isotipos: CORD 00006264 (foto!), CORD 00006265 (foto!).

Eupatorium hiemale Lillo. Prime. Reun. Soc. Argent. Ci. Nat. Tucumán: 218 (1919). “Abundante en los bosquecillos de los alrededores de la ciudad de Tucumán”. Holotipo: LIL (no visto).

ARBUSTO de hasta 5 m de altura. Tallos cilíndricos, erectos, algo ramificados, amarronados, cortamente pubescentes cuando jóvenes y glabros al madurar, hojosos hasta la inflorescencia, entrenudos 1,7 -7,5 cm de longitud. HOJAS perennes, pecioladas, pecíolo de 1-8 cm, glabro, lámina ovado-rómbica u ovado-lanceolada, 3,5-17 x 2-10,5 cm, base cuneada o cuneado-redondeada, ápice agudo, glabra en cara adaxial, cara abaxial pubescente sobre las venas, puberulenta o subglabra entre las venas, glandulosa, margen aserrado, dientes irregulares y mucronados, de 1-3 x 1,5-6 mm, venación trinervada, acródroma imperfecta suprabasal, las venas nacen a 2-11 mm de la base. INFLORESCENCIAS tirsoideas, hojosas, ejes tomentulosos, terminales en ejes primarios y secundarios, formando en conjunto una aparente inflorescencia mayor. CAPÍTULO pedunculados, pedúnculos 3-10 mm de longitud, con 1-4 brácteas, opuestas o alternas, lineares, 1-2 mm x 0,1-0,3 mm, ápice agudo, base abrazadora. INVOLUCRO acampanado, 3-5 x 3-4 mm, filarios 12-29, dispuestos en 2 o 3 series, verdes, a veces con ápice purpúreo (material vivo), agudo, pubescentes y glandulosos, márgen fimbriado, con esteroma asociado al tejido vascular. Filarios externos ovados subagudos 1,4-3,2 x 0,5-1,5 mm, intermedios (cuando presentes) ovados, subagudos, 2,2-3,5 mm x 0,7-1 mm, internos 3,5-4,5 x 0,6-1 mm de ancho, los dos últimos membranáceos. RECEPTÁCULO glabro. FLORES 13-35, corolas blanquecinas o rosas, infundibuliformes, de 3,5-5,4 mm de longitud, tubo glabro excepcionalmente con 2 o 3 tricomas glandulares, lóbulos 0,4-0,8 mm x 0,4-0,6 mm, superficie externa glandulosa; anteras 1,4-2 mm x 0,4 mm, apéndice conectival 0,2-0,3 x 0,3-0,4 mm, tecas obtusas en la base, collar anteral 0,3-0,4 x 0,1 mm; estilo 5,5-9,5 mm de longitud, ramas del estilo 3,2-6,5 mm, con tricomas glandulares entre las líneas estigmáticas.

CIPSELAS 1,6-3,6 mm de longitud, cilíndricas, simétricas y subestipitadas, glandulosas, pelos gemelos ausentes, carpopodio diferenciado, cilíndrico. PAPUS formado por aproximadamente 15-33 cerdas barbeladas, connadas en la base en un anillo formado por 5-10 hileras de células, 2,5-5 mm de longitud.

NOMBRES COMUNES: “Malvón”, “cutu cutu” (Bolivia), “tuwi tuwi” (Bolivia) (Muñoz Rodríguez, 2001; Novara, 2009)

FENOLOGÍA: Ha sido colectada en flor en invierno (Mayo a Septiembre) en Argentina, y de Diciembre a Febrero en Bolivia (Valenzuela Celis, 1993)

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Noroeste de Argentina (Jujuy, Salta, Tucumán, La Rioja y Catamarca) y sur de Bolivia (Cochabamba, Santa Cruz, Tarija y La Paz) (Fig. 53).

ECOLOGÍA Y HÁBITAT: Es un elemento característico de la Provincia Biogeográfica de las Yungas (Cabrera, 1978), principalmente entre los 900 y 1600 m s.m. (Blundo et al., 2012, Malizia et al., 2012). En Catamarca, crece a la sombra en la selva de laurel, a unos 1100 m s.m. de altura (Cabrera y Freire, 1997). También se encuentra en matorrales arbustivos (Valenzuela Celis, 1993), bosques en galería y bordes de pastizales montanos (Novara, 2009)

USOS: Su madera suele utilizarse como combustible, pero parece ser de mala calidad (Novara, 2009). También puede ser usado en sistemas agroforestales en la Región del Altiplano de Bolivia (Muñoz Rodríguez, 2001). En Cochabamba, Bolivia, se utiliza en medicina popular para tratar inflamaciones y dolores de cabeza (Modesto Zárate, comunicación personal).

OBSERVACIONES: Recientemente Freire y Ariza Espinar (2014) designaron al espécimen 508 colectado por P. G. Lorentz y depositado en CORD (CORD 00006264) como lectotipo de *Eupatorium lasiophthalmum* Grisebach. Probablemente, estos autores no conocían la existencia de duplicados de dicha colección en el herbario GOET. El Dr. A. Grisebach fue profesor de la Universidad de Goettingen desde 1837 y fue nombrado Director del Jardín Botánico en 1875. Una parte de las colecciones de P. G. Lorentz de Argentina fue mantenida en CORD y otra parte fue enviada a GOET donde el Dr. A. Grisebach tuvo la oportunidad de estudiar el material Argentino (Hunziker 1960). Es poco probable que los especímenes depositados en CORD fueran estudiados por el Dr. Grisebach. Por el contrario, los especímenes depositados en GOET fueron indudablemente estudiados por dicho botánico como puede confirmarse en su nota escrita a mano indicando el nuevo nombre de la especie en esta colección

((<http://plants.jstor.org/specimen/goet001519?s=t>). Sumado a esto, la localidad indicada en los labelos de los especímenes de P. G. Lorentz depositados en CORD difieren levemente de la indicada en la descripción original (los labelos de los especímenes de CORD nombran “Garabatal” como parte de la localidad, en lugar de “between Siambon et Juntas” como se indica en la descripción original y en los labelos de los especímenes de GOET). El artículo 9.19 del CIN (McNeill et al., 2012) explicita que el autor que primero designó un lectotipo debe ser seguido, pero que esa elección se reemplazaría si el holotipo es redescubierto. Basandose en la información anterior y de acuerdo al Art. 9.19, se procede en este trabajo de tesis a reemplazar el lectotipo designado por Freire y Ariza Espinar (2014), ya que el holotipo de *E. lasiophthalmum* se encuentra depositado en GOET.

MATERIAL ADICIONAL EXAMINADO:

ARGENTINA.

Prov. Catamarca. Dpto Andalgalá. Río del Potrero, 1600 m, 28/03/1927, *Venturi, S.* 4989 (GH)

Prov. Jujuy. Dpto. Dr.Manuel Belgrano. Termas de Reyes, 19/07/1963, *Cabrera, A. L.* 15724 (LP); 00/07/1928, *Burkart, A.* 2985(LP); Camino de Termas de Reyes a Lagunas de Yala, 1829 m s.m., 04/12/2013, *ib. Viera Barreto, J. N. y Sancho, G.* 20 (LP); Lagunas de Yala, 30/01/1947, *O'Donell, C. A.* 4820 (GH); 25/02/1998, *Cerana, M. M.* 1502 (CORD); Los Blancos, camino al Cucho, 24/07/1963, *Cabrera, A. L.* 15855 (LP); Palpalá, 05/07/1948, *Pereira, A. s.n.* (NY); Cerros próximos a Jujuy, 11/09/1938, *Cabrera, A. L.*, 4541 (GH, LP). **Dpto. Ledesma.** Quebrada del Arroyo del Medio: 4 km al W de la Toma de Agua del arroyo, 15-20 km al NW de Calilegua, 700-1000 m. s .m., 11/07/1999 *Tolaba, J. et al.* 1885 (LP); c. 10 km W of Calilegua, on road to Valle Grande, *Pedersen, T. M.* 16129 (F); La Quinta, 25/07/1994, *Pedersen, T. M.* 16117 (F). **Dpto. Santa Bárbara.** Vinalito, Yuto, 08/07/1937, *Cabrera, A. L.* 4092 (LP, F). **Dpto. Valle Grande.** De Abra de Cañas a Valle Grande, entre Río Jordán y San Francisco, 14/09/1976, *Cabrera, A. L. et al.* 27867 (F).

Prov. Salta. Dpto. Anta. Cresta de Gallo, 07/1934, *Ragonese, A. E.* 247 (LP); Parque Nacional El Rey, camino a Pozo Verde, entre tercer Nado y Pozo, 15/08/1981, *Brown, A. et al.* 1454 (LP). **Dpto. Capital.** Quebrada de San Lorenzo, 23/08/1936, *Cabrera, A. L.* 3798 (F), 18/07/1938, *Rodrigo, A. P.* 2048 (LP, NY); 07/08/1959, *Cabrera, A. L.* 13582 (LP); **Dpto. Guachipas.** Cuesta del Cebilar, Ruta 9, 22 km SE de La Viña,

27/03/1977, *Krapovickas A. y Schinini, A. 30617 F* (F), Pampa Grande, Quebrada del Río Grande, 1600 m., *Hunziker, A. T. 1802* (LP). **Dpto. La Caldera.** Camino de Cornisa Salta-Jujuy, 27/09/1980, *Zardini, E. M. 1263* (LP). **Dpto. La Viña.** Coronel Moldes, 04/1934, *Lahitte, R. s.n.* (LP). **Dpto. Rosario de La Frontera.** Los Baños, 900 m, 03/08/1929, *Venturi, S. 9329*(LP). **Dpto Rosario de Lerma.** Quebrada de Los Toros: en caída de agua (cascada) 80 m al sur de las vías, 1500-1600 m, 30/06/1995, *Tolaba, J. 548* (CORD); Ruta 51, km 22-23, 1618 m., 29/11/2013, *Viera Barreto, J. N., et al. 16* (LP); Ruta 51, km 37, 1938 m., *Viera Barreto, J. N., et al.* (LP), Ruta 51, km 29, 1896 m, *Viera Barreto, J. N., et al. 13*(LP).

Prov. Tucumán. Dpto. Burruyacu. 1900 m, 1918, *Bailetti, E. 186* (GH), El Duraznito, 600 m, 08/1925, *Venturi, S. 3885* (GH). **Dpto. Capital.** Barranca Colorada, 530 m, 06/09/1925, *Venturi, S. 3529* (LP, GH), 450 m, 08/1913, *Lillo 12912* (GH). **Dpto. Chicligasta.** Estancia Las Pavas, 03/1924, *Venturi, S. 2958* (F, GH, LP); Nevados del Aconquija (faldeos orientales), Ruta Nacional 65, entre Andalgalá y Cochuna, Cuesta de El Clavillo, 24/04/1994, *Barboza, G. et al. 117* (CORD). **Dpto. Famailla.** Quebrada de San Rafael, 500 m, 04/09/1932, *Schreiter 8883*(NY, F). **Dpto Lules.** Quebrada de Lules, 500 m, 23/09/1923, *Schreiter 79* (GH). **Dpto. Río Chico.** Between La Banderita y Cochuna, 17/04/1977, *Pedersen, T. M. 11835* (GH). **Dpto Tafí del Valle.** Cuesta Malamala, 1500 m, 08/03/1905, *Lillo, M. 4368* (GH); Los Cañitos, borde de precipicio, en mirador hacia el arroyo, RP 307, 816 m, 27/11/2013, *Viera Barreto, J. N. y Sancho, G. 10* (LP). **Dpto Tafí Viejo.** La Hoyada, 1800 m, 28/02/1924, *Venturi, S. 2908* (LP), Anta Muerta, Aconquija, 1200 m, 17/08/1942, *Rodrigo, A. P. 3157* (LP), 3,5 km antes de Anta Muerta, camino a Villa Nogués, 18/09/1997, *Dematteis, M. y Seijo, G. 770* (GH); Cerro San Javier, 11/08/1959, *Cabrera A. L. 13586* (LP); 16/09/1946, *Hunziker, A. T. 6787* (LP), Parque Aconquija, 500 m, 28/08/1941, *Meyer, T. 4336* (GH, LP); *Meyer, T. 4307* (GH, LP). **Dpto. Trancas.** Pie de la Cuesta, 1700 m, 20/04/1926, *Venturi, S. 4170* (NY, F); Mal Paso, 01/02/1927, *Schreiter 5691* (GH). **Dpto. Yerba Buena.** Yerba Buena, 10/09/1920, *Venturi, S. 897* (GH, LP), 27/08/1912, *Lillo, M. 11967* (GH).

BOLIVIA

Dpto. Cochabamba. Prov. de Cercado. Mayorazgo, 2967 m, 26/04/1995, *Jiménez, A. 42* (LP); Queru-Queru, 2500 m, 00/05/1938, *Müsch, P. 14* (NY); Feldraine Valle, 2700 m, 18/04/1929, *Steinbach, J. 9716* (NY, GH), Norte del Valle de Cochabamba, 2570 m, 23/04/1966, *Steinbach, R. F. 114* (LP, GH, F), Valle del Cercado de Cochabamba, 2570

m, 08/04/1966, *Steinbach, R. F.* 37 (F, NY, GH), Ciudad de Cochabamba, Cerro San Pedro, 2600 m, 20/04/1995, *Ritter, N.* 1879 (GH). **Prov. Carrasco.** 5 kms W of the bridge at Pojo, 2400 m, 05/02/1987, *Merrill King, R. y Solomon, J. C.* 9652 (F). **Prov. Esteban Arze.** Molle-Pucru, near Anzaldo, 2800 m, *Cardens* 2429 (GH). **Prov. Florida.** Sobre ruta que une Samaipata con Comarapa, 5 km antes de Los Negros, 26/08/2015, *Viera Barreto, J. N. et al.* 54 (LP). **Prov. Quillacollo.** Tiquipaya, Chilimarca (a 10 km), 09/04/1955, *Jiménez, A.* 47 (LP).

Dpto Santa Cruz. Prov. Vallegrande. Cruz Grande Bajo la Peña (25 km al S de la ciudad de Vallegrande, por el camino Vallegrande-Masicurí), 2300 m, 20/10/1992, *G. Vargas, I. et al.* 1734 (NY).

Dpto. Tarija. Prov. Aniceto Arce. Toldos bei Bermejo, Padcaya, 1800 m, 21/12/1903, *Fiebrig, K.* 2428 (GH).

Dpto. La Paz Prov. De Nor Yungas. Unuavi, 3300 m, 00/11/1900, sin colector 3028 (NY)

Prov. De Larecaja. Cotaña, am Himani, 2400 m, 00/11/1911, *Buchtien, O.* 3288 (NY).

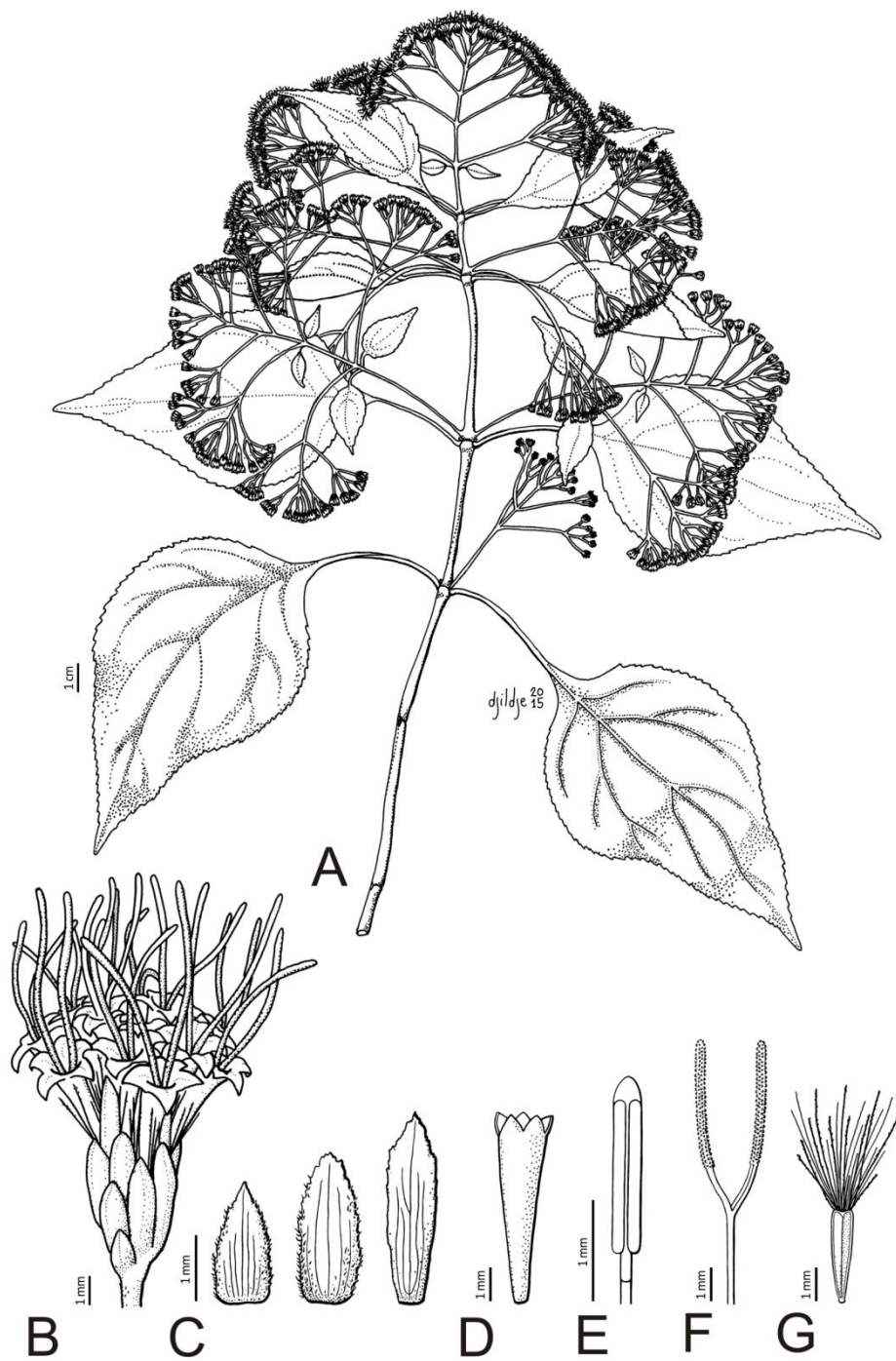


Figura 52. *Kaunia lasiophthalma*. A, Rama con inflorescencia secundaria. B, Capítulo. C, Filarios, externos a internos de izquierda a derecha. D, Corola. E, Estambre. F, Estilo. G, Cipsela y papus (A-G: Meyer, T. 4307, LP).

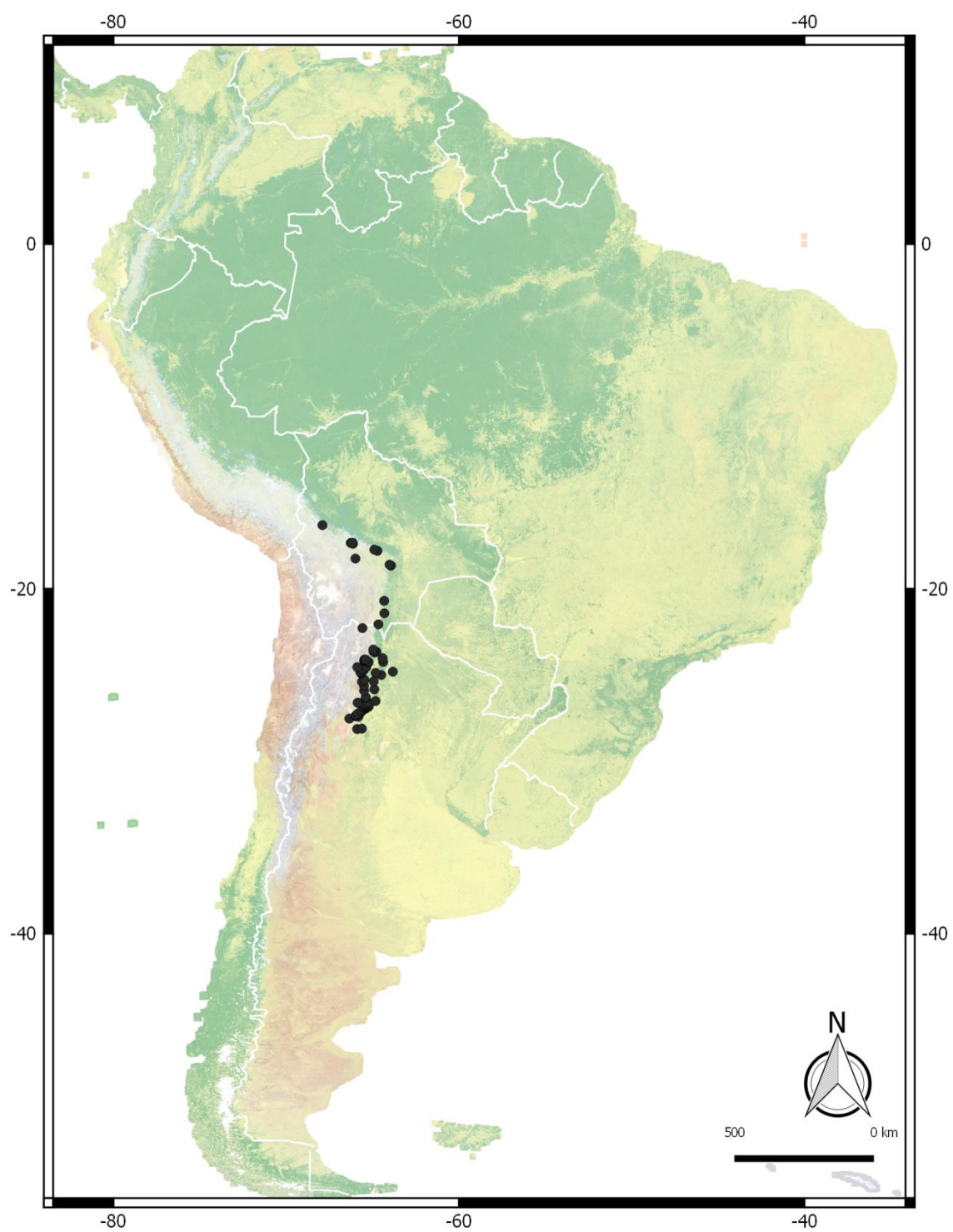


Figura 53. Distribución geográfica de *Kaunia lasiophthalma*.

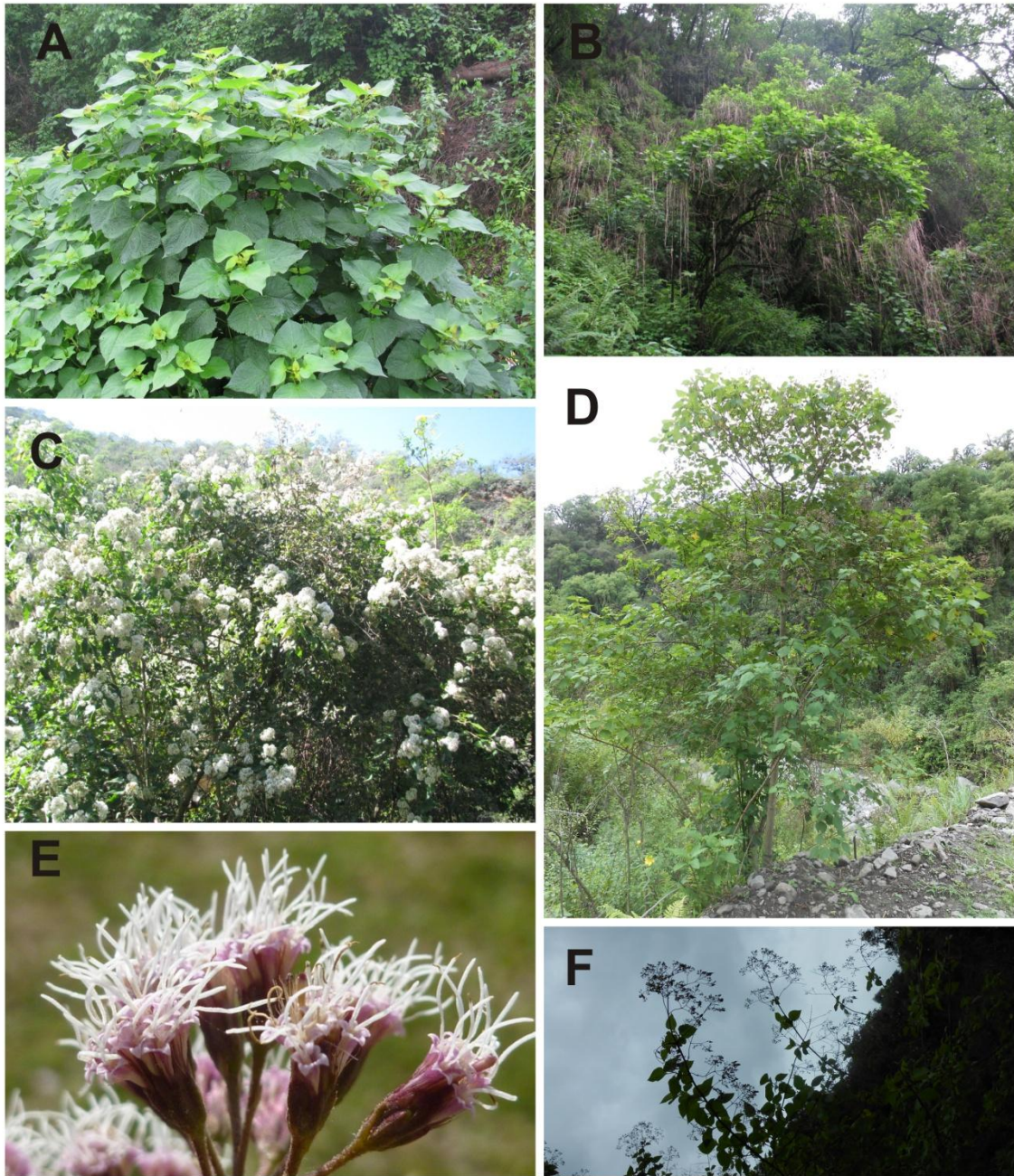


Figura 54. Fotografías de *Kaunia lasiophthalma*. A y B, Hábito, creciendo en lugares muy húmedos. C, Planta florecida. D, Planta creciendo en borde de arroyo. E, detalle de capítulos. F, Inflorescencias secundarias.

8. *Kaunia longipetiolata* (Sch. Bip. ex Rusby) R. M. King y H. Rob. *Phytologia* 47: 257. 1980 (Fig. 55 – 57)

Eupatorium longipetiolatum Sch. Bip. ex Rusby. *Mem. Torrey Bot. Club* 3 (3): 52.

1893. *Ageratina longipetiolata* (Sch. Bip. Ex Rusby) R. M. King y H. Rob., *Phytologia* 24: 92 (1972). Tipo: — BOLIVIA. “Songo, Nov. 1890 [Bang] 867=Mandon 257”.

Lectotipo: NY00169096!, designado por Viera Barreto y Sancho, 2014; isoelectotipos: BR000000531285 (foto!), E00433267 (foto!), GH00273957!, GH00007783 (foto!), MO714311!, NY00169095!, PH00008376 (foto!), US 00610850 (foto!).

Eupatorium uber B. L. Rob., *Proc. Amer. Acad. Arts* 55: 37. 1919. *Kaunia uber* (B. L. Rob.) R. M. King y H. Rob., *Phytologia* 47: 260. 1980. Tipo: — PERÚ. “Woods near a brook, below Pampa Romas, between Samanco and Caraz, Dept. Ancachs, alt. 2100 m., 29 may, 1903, *Weberbauer 3184*”. Lectotipo: GH00008039 (fragmento, foto!), designado por Viera Barreto y Sancho, 2014; isoelectotipo: MOL 00006430 (foto!).

Eupatorium longipetiolatum var. *arbusculare* B. L. Rob., *Contr. Gray Herb.* 61: 9. 1920. *Kaunia arbuscularis* (B. L. Rob.) R. M. King y H. Rob., *Phytologia* 47: 260. 1980. Tipo: — ECUADOR. “Prov. Loja, in the vicinity of Zaragura, *J. N. Rose, Pachano y G. Rose 23144*”. Holotipo: GH!; isotipos: NY!, US (foto!).

ARBUSTOS o pequeños árboles de hasta 6 m de altura. Tallos cilíndricos a subcilíndricos, ramificados, ramas jóvenes pubescentes y amarillentas, subglabras al madurar, hojosos hasta la inflorescencia, entrenudos de 2-10 cm. HOJAS caducas, pecioladas, pecíolo de 2-7 cm, pubescente, lámina ovada u ovado-lanceolada, 5-20 x 3-11 cm, base cuneada o cunado-redondeada, ápice acuminado, cara adaxial glabrescente, cara abaxial pubescente, glandulosa, margen ondulado o aserrado, dientes irregulares, de 0,5-4 x 0,5-6 mm, venación trinervada, acródroma imperfecta suprabasal, las venas nacen a 3-10 mm de la base. INFLORESCENCIAS tirsoideas, hojosas, terminales en ejes primarios y secundarios, formando en conjunto una aparente inflorescencia mayor, ejes pubescentes. CAPÍTULOS pedunculados, pedúnculos 2-9 mm de longitud, con 1-4 brácteas, opuestas o alternas, lineares, 1,5-2 mm x 0,5 mm, ápice agudo, base abrazadora. INVOLUCRO acampanado, filarios 14-20, dispuestos en 2 o 3 series, pubescentes y glandulosos, con esteroma asociado al tejido vascular, margen escarioso, fimbriado. Filarios externos oblongos, agudos, 1,5-3 x 0,5-1 mm, intermedios (cuando presentes) oblongos, agudos, 2,5-5,4 x 0,7-1,4 mm, internos lanceolados, agudos, 2,9-5,6 mm x 0,5-1 mm, membranáceos. RECEPTÁCULO piloso. FLORES 14-28, corolas

blanquecinas a liláceas, infundibuliformes, 3,9-5,5 mm de longitud, lóbulos deltoides 0,5-0,8 x 0,4-0,7 mm, superficie externa glandulosa, a veces con papilas alargadas en los bordes; anteras 1,2-2 x 0,4 mm, apéndice conectival 0,2-0,3 x 0,3-0,4 mm, tecas obtusas en la base, collar anterol 0,2-0,5 x 0,1 mm; estilo 5,5-9,5 mm de longitud, ramas del estilo 3,5-5 mm de longitud, con tricomas glandulares entre las líneas estigmáticas y base de la zona estéril. CIPSELAS 1,8-2,5 mm de longitud, cilíndricas, subasimétricas y subestipitadas, glandulosas, subglabras con pocos pelos gemelos (1-4) sobre las costillas y hacia la base, a veces ausentes, carpopodio levemente diferenciado, cilíndrico.

PAPUS formado por aproximadamente 23-31 cerdas barbeladas, connadas en la base formando un anillo con 5-10 hileras de células, 1,8-4,5 mm de longitud.

NOMBRES COMUNES: “Lap’a lap’a” (Vallegrande, Bolivia) (Rosember Ulloa y Moraes, 2010).

FENOLOGÍA: Se ha encontrado florecida en los meses de Julio hasta Diciembre.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Especie del centro-norte de Bolivia (Cochabamba, La Paz, Santa Cruz), (Valenzuela Celis, 1993, Jørgensen et al., 2010), Perú (Cajamarca, Cuzco y Piura) (Brako y Zarucchi, 1993) y sur de Ecuador (Loja) (Jørgensen y León Yañez, 1999) (Fig. 56).

ECOLOGÍA Y HÁBITAT: Es una especie encontrada en una amplia variedad de ambientes formando parte de matorrales arbustivos (Valenzuela Celis, 1993), bosque tucumano-boliviano (Hurtado Ulloa y Moraes, 2010), en bosques deciduos de valles secos y Yungas, áreas cultivadas, bordes de camino y bordes de ríos entre los 1000 y 4000 m s.m. (Jørgensen et al., 2010). Además, en un interesante trabajo de Antezana y Navarro (2002) se muestra que esta especie posee una distribución andina amplia, habitando en bioclimas desde subhúmedo, pluviestacional, Mesotropical a Seco y Xérico. Pierde sus hojas en la estación seca.

USOS: En la comunidad de Loma Larga (Vallegrande, Bolivia), los tallos leñosos de ésta especie son utilizados eventualmente por las familias como combustible (Hurtado Ulloa y Moraes, 2010).

ETIMOLOGÍA: El epíteto *longipetiolata* probablemente hace referencia al largo de los pecíolos.

OBSERVACIONES: Notas nomeclaturales: Schultz Bipontinus (1865) reportó por primera vez a éste taxón como *Eupatorium longipetiolatum* basado en un material de Mandon (257), pero sin describirlo por lo cual es un nomen nudum. Rusby publicó válidamente el nombre indicando el protólogo un material de Bang (“Songo, Nov. 1890

(867) = Mandon 257”), probablemente haciendo referencia a la similitud entre ambos materiales. En el herbario de NY (institución a la cual H. H. Rusby estaba muy relacionado) se encuentran 2 especímenes colectados por Miguel Bang con el número 867. Uno de ellos (número 867, NY 00169096) presenta el labelo de “PLANTAE BOLIVIANAE of Miguel Bang”, y una nota escrita a mano indicando “Mandon n° 257 =” bajo el número 867 de la colección de Bang. Ésta nota escrita a mano es similar a lo que dice en la descripción original. El otro duplicado colectado por Bang (número 867, NY 00169095) no presenta la nota escrita a mano refiriéndose al material *Mandon 257*. Éstos dos materiales colectados por Bang fueron tratados como holotipo e isotipo por John Pruski (anotación en la hoja de herbario, 1987) y como sintipos por Hind (2011). Éste último autor asumió que el material *Mandon 257* fue citado como el otro sintipo por Rusby. Para aclarar esta situación, durante la investigación de la presente tesis, se designó como lectotipo al material *Bang 867* (NY 00169096) (Viera Barreto y Sancho, 2014).

Durante esta revisión se ha abordado la sinonimia de *K. arbuscularis*, *K. uber* y *K. longipetiolata* a partir de varios enfoques. El estudio morfológico permitió detectar que estas especies eran muy similares incluso con otras tres especies más pertenecientes al género *Kaunia* formando un “complejo”. Como resultado del estudio de los materiales tipos, de materiales adicionales, se encontraron muchos ejemplares con caracteres intermedios entre los correspondientes a las descripciones de las especies, sin un hiato marcado, lo que generó su difícil indentificación. Como resultado del análisis estadístico morfológico, se pudo observar un considerable solapamiento entre *K. arbuscularis* y *K. uber*, así como entre *K. arbuscularis* y *K. longipetiolata*. Teniendo en cuenta éstos resultados más los resultados del análisis biogeográfico, se confirma aquí la sinonimia de éstas tres especies.

MATERIAL ADICIONAL EXAMINADO:

BOLIVIA

Dpto. Chuquisaca. Prov. Belisario Boeto: 19 km (by road) NE of Villa Serrano on road to Nuevo Mundo, 5 km (by road) SW of Nuevo Mundo, 2440 m, 20/07/2004, *Nee, M. y Churchill, S.* 52797 (F, NY, SI); 11,4 km N of Villa Serrano on road to Nuevo Mundo, 2360 m, 19/07/2004, *Nee, M.* 52778 (F, NY).

Dpto. Cochabamba. Prov. Carrasco: 10 km W de La Siberia, 3480 m, 26/07/2003, *Dematteis, M. et al.* 1089 (SI); Chua Khocha, 2300 m, 06/07/1990, *Renjel, R.* 14 (NY). **Prov. Cercado:** Near Taquina brewery, above Cochabamba, 2900 m, 08/04/1939, *Eyerdam, W. J.* 25224 (GH, F). **Prov. Chapare:** Incachaca, S. Antonio, 2300 m, 00/07/1926, *Werdermann, E.* 2071 (MO); Incachaca. Small power station about 80 miles NE of Cochabamba, 8000 ft, 14/08/1950, *Brooke, W. M. A.* 6705 (NY).

Dpto. La Paz. Prov. Inquisivi: Along the road 1-2 km W of Quime, 3200 m, 11/08/1988, *Lewis, M.* 881065 (NY, MO); along the Rio Khatu at the mouth of the Rio Irupaya ca. 3 km NE of Quime, 2800 m, 14/08/1988, *Lewis, M.* 881085 (NY); W slope of Cerro Kharrata SSE Camillaya, 3550-3850 m, 30/09/1997, *Müller J. y Heinrichs, J.* 6418 (MO). **Prov. Larecaja:** Vicinüs Sorata, in sepibus, nemoribus, undique, 2600-3000 m, 00/08/1858-00/02/1859, *Mandon, G.* 257 (F, NY); Sorata, 7500 ft., 30/08/1901, *Williams, R. S.* 2408 (NY); Sorata, 20800 m, 04/12/1983, *Beck, S. G.* 8633 (LPB); Cotaña am Ilimani, 2400 m, 11/191?, *Buchtien, O.* 651 (GH). **Prov. Nor Yungas:** Unduavi, 3250 m, 00/10/1931, *Buchtien, O.* 9065 (NY); Coroico, Yungas, 14/08/1894, *Bang, M.* 2381 (GH, NY). **Prov. Sud Yungas:** Chicaloma, 1600 m, 08/08/1998, *Beck, S. G.* 24469 (LPB); Chulumani, 2-4 m hacia Irupana, 1600 m, 13/09/1987, *Beck, S. G.* 14233 (SI).

Dpto. Santa Cruz. Prov. Caballero: 0,5 km down from and S of El Empalme (at the Comarapa-Cochabamba highway), 2500 m, 07/08/2003, *Nee, M. y Mendoza, M.* 52543 (F, NY); Sobre ruta que une Comarapa con Cochabamba, a 24 km de Comarapa, 26/08/2015, *Viera Barreto et al.* 58 (LP).

Prov. Vallegrande: Loma Larga a 60 km al sur de Vallegrande, orilla de carretera a 300 m al Norte de Loma Larga, 2015 m, 17/10/2005, *Hurtado, R.* 56 (LPB).

PERÚ

Dpto. Cuzco. Prov. Paucartambo: Pillahuata, 2500 m, 09/1949, *Marín* 1683 (F). **Prov. Quillabamba:** Santa Teresa, on a hillside called Mandornilloc, 5 km west of La Playa, 2380 m, 05/09/1982, *B. Peyton et al.* 1144 (F). **Prov. Urubamba:** Dist. Machu picchu, Aguas Calientes, Quebrada Alccamayo, *Huamantupa, I. y Calatayud, G.* 2191 (MO); Macchupiccho, 2040 m, 16-17/08/1949, *Vargas C., C.* 6233 (NY)

Dpto. Piura. Prov. Huancabamba: 4200 m, 07/09/1911, *Towsend, C. H. T.* A 174 (F).

Dpto. Cajamarca. Prov. Chota: Arriba de Cochabamba, 2300 m, 13/11/1986, *Mostacero, J. et al.* 1580 (F). **Prov. Celendín:** Llanguat, 2500 m, 28/07/1985, *Mostacero, J.* 948 (F). **Prov. Jaén:** Colasay, 05/10/1961, *Woytkowski, F.* 6843 (F);

2700 m, 14/10/1961, *Woytkowski, F. 6913* (F); Sallique, de Catala a Piquijaca, 1940-2195 m, 29/07/1998, *Campos, J. y Díaz, C. 5408* (F, MO). **Prov. San Ignacio:** San José de Lourdes, Santo Tomás, Nororiental del Marañón, RENOM, 1950 m, 01/11/1995, *Quipuscoa S., V. 408* (F). **Prov. Santa Cruz:** Ca. 2,5 km (por aire) ENE Montesecco, 1700 m, 09/06/1987, *Santisteban C., J. y Guevara, J. 159* (NY),

Dpto. Amazonas. Prov. Luya: Valley of Rio Utcubamba Tingo and Ponaya, 1750-1850 m, 24/08/1962, *Wurdack, J. J. 1787* (GH, F, NY, LP)

Dpto. Lima. Prov. Lima: Jesús María, Jardín Botánico de INMETRA, Ministerio de Salud, 100 m, 30/06/2000, *Schunke Vigo, J. 14685* (F, NY) (Cultivada); Lima and environs, Jesús María, Museo de Historia Natural, 100 m, 25/11/1981, *Plowman, T. 11001* (F) (Cultivada).

ECUADOR

Prov. Loja. Cantón Loja: 13,6 kms E of Sambi on rd to Chinchicas (2 kms W of Chinchicas), 2200 m, 05/09/1979, *Stuessy, T. F. y Nesom, G. 5883* (LP); vicinity of Las Juntas, 28-29/09/1918, *Rose, J. N. et al. 23229* (GH, NY); Argelia, 2300 m, 07/10/1946, *Espinosa, R. 691* (F, NY); along the road to Loja, ca 4 kms N of Loja, 6400 ft, 25/01/1976, *Merrill King, R. y Garvey, R. M. 6905* (NY); road La Toma-Loja, km 12, 2000 m, 02/09/1988, *Elgaard Madsen, J. y Ellemann, L. 75199* (NY).

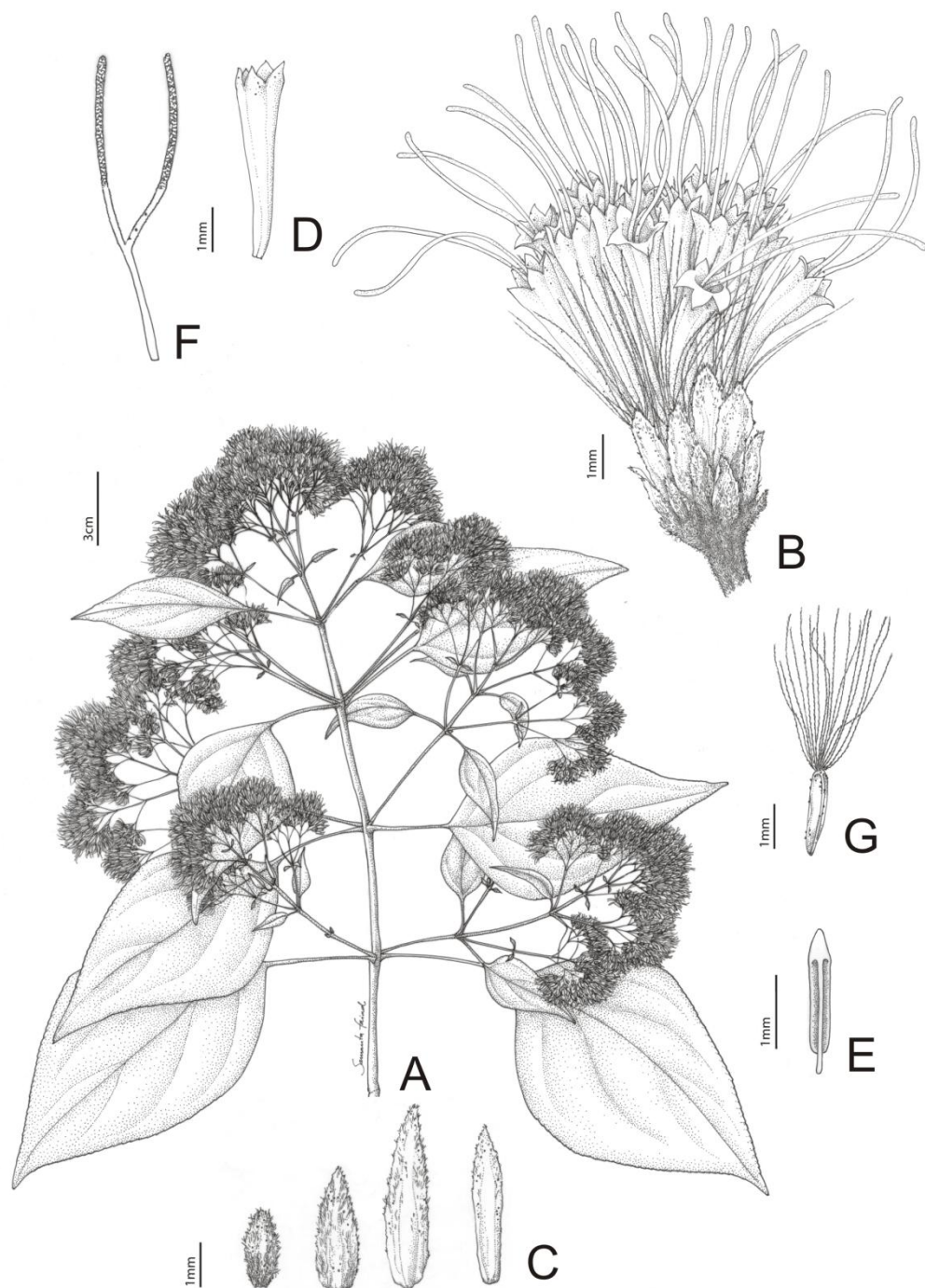


Figura 55. *Kaunia longipetiolata*. A, Rama con inflorescencia secundaria. B, Capítulo. C, Filarios, más externos a más internos de izquierda a derecha. D, Corola. E, Estambre. F, Estilo. G, Cipsela y papus (A-G: Nee y Churchill 52797, SI).

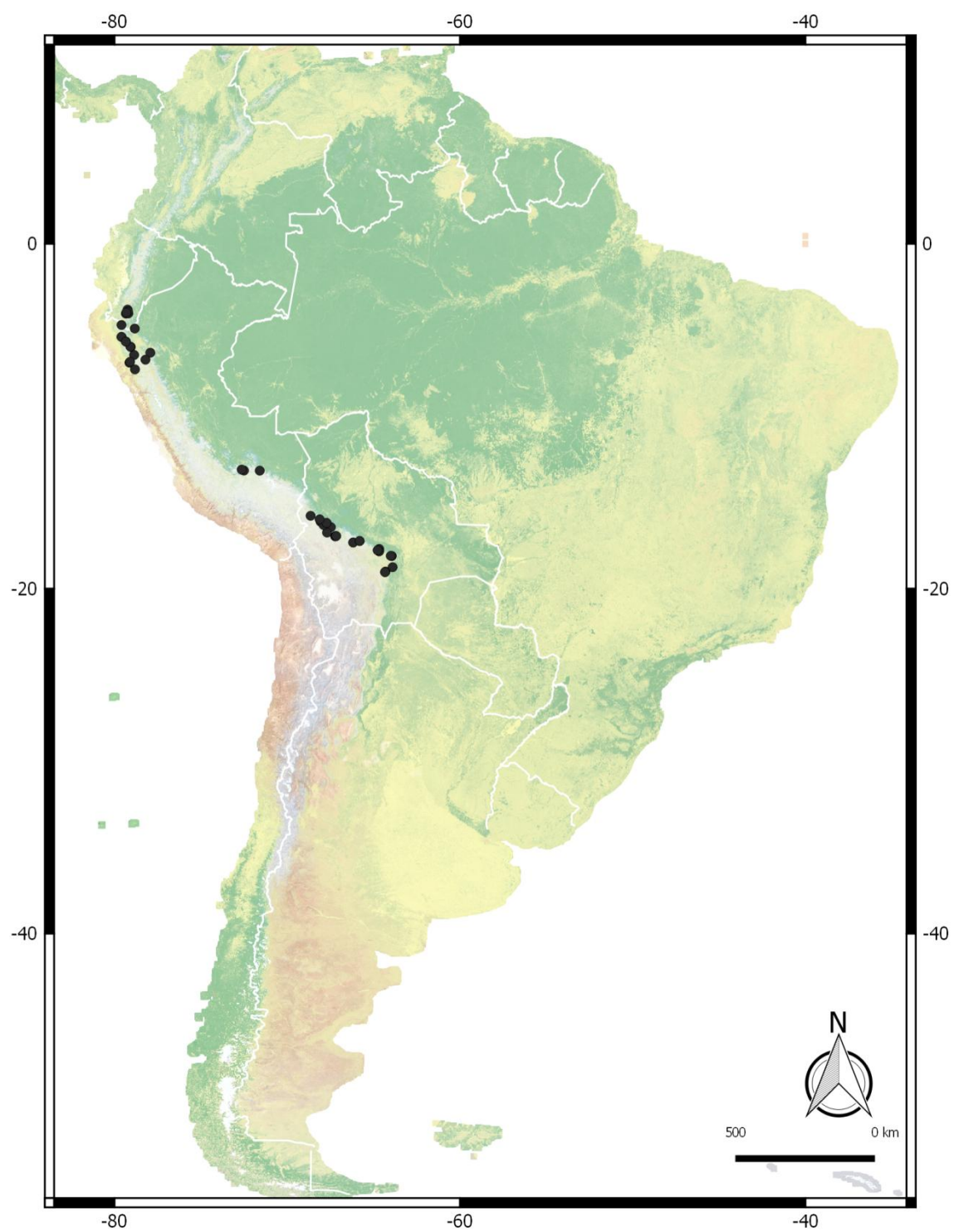


Figura 56. Distribución geográfica de *Kaunia longipetiolata*.



Figura 57. Fotografías de *Kaunia longipetiolata*. A, Detalle de inflorescencia secundaria. B y C, Hábito. D, Detalle de hoja. E, Detalle de capítulos.

9. *Kaunia pachanoi* (B. L. Rob) R. M. King y H. Rob. Phytologia 47: 257. 1980 (Fig. 58 y 59).

Eupatorium pachanoi B. L. Rob. Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences. 55: 25-26. 1920. Tipo:—ECUADOR. “Vecinity of Nabón, Prov. Azuay, Sept. 25, 26, 1918, Dr. J. N. Rose, A. Pachano, y George Rose 22978”. Holotipo: GH00007869!; isotipos: NY 00169141!, US 00130451 (foto!).

ARBUSTOS de 0,3-3 m de altura. Tallos cilíndricos, ramificados, erectos, ramas ascendentes, densamente pubescentes con pelos amarillentos o grisáceos al madurar, entrenudos de 0,3-1,5 (-2) cm. HOJAS perennes, sésiles o subsésiles, pecíolos (en las subsésiles) de 0-2 mm, lámina comúnmente ovado-elíptica, 1-2,2 x 0,4-1 cm, base cuneada a cuneado-redondeada, ápice agudo, glabras en la cara adaxial, cara abaxial glandulosa, margen aserrado, dientes 0,5-2 x 1,5-4 mm, venación trinervada, acródroma imperfecta suprabasal, las venas nacen a 1-2 mm de la base. INFLORESCENCIAS cimoides pequeñas, densas, subáfilas, terminales en ejes primarios y secundarios, ejes tomentulosos. CAPÍTULOS pedunculados, pedúnculos 4-12 mm de longitud, con 2-8 brácteas, opuestas o alternas, lineares, 1-2 mm x 0,5 mm, base abrazadora, ápice agudo. INVOLUCRO acampanado, filarios 13-17, dispuestos en 2 o 3 series, pubescentes y glandulosos, márgen fimbriado, con estereoma asociado al tejido vascular. Filarios externos oblongo-elípticos, subagudos, 2,4-3 x 1-1,3 mm, intermedios (cuando presentes) obovados, subagudos, de 3,6-4,7 x 1,5-1,7 mm, internos obovados, obtusos, 3,7-4,4 x 1-1,6 mm de ancho, membranáceos. RECEPTÁCULO glabro. FLORES 10-16, corolas blanquecinas o levemente lilas hacia la zona de la garganta y los lóbulos de la corola, infundibuliformes, 3,5-4,5 mm de longitud, tubo glabro, lóbulos 0,3-0,6 mm x 0,3-0,7 mm, superficie externa glandulosa; anteras 1,5-1,7 x 0,4 mm, apéndice conectival 0,3 x 0,3 mm, tecas obtusas en la base, collar anteral 0,25-0,3 x 0,1 mm; estilo 7-7,5 mm de longitud, ramas del estilo 3,5-3,8 mm de longitud, con tricomas glandulares entre las líneas estigmáticas. CIPSELAS 2,5 mm de longitud, cilíndricas, subsimétricas, subestipitadas, glandulosas, glabras (pelos gemelos ausentes), carpopodio levemente diferenciado, en forma de tapón. PAPUS formado por aproximadamente 27-29 cerdas barbeladas, connadas en un anillo formado por 5-10 hileras de células, 2,2-5 mm de longitud.

NOMBRES COMUNES: No se conocen.

FENOLOGÍA: Florece de Julio a Septiembre. Se han encontrado ejemplares florecidos en Enero y Febrero.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Endémica de Ecuador (Provincias de Azuay y Cañar) (Fig. 59).

ECOLOGÍA Y HÁBITAT: Habita en el bosque andino alto hasta el páramo seco, entre los 2000 y 3500 m (Robinson et al., 1999).

USOS: No se conocen

OBSERVACIONES: Ésta especie se encuentra en la Lista Roja de la UICN y ha sido categorizada por Montúfar y Pitman (2003) como en peligro [categoría EN B1ab (iii)]. Los autores plantean que la principal amenaza para ésta especie es la destrucción de hábitat.

MATERIAL ADICIONAL EXAMINADO:

ECUADOR

Prov. Azuay. Cantón Cuenca: Parroquia Banos, Hacienda da Yanasacha, 3000-3200 m, 28/07/1978, *Boeke, J. D. y Jaramillo, J. 2541* (NY, US). **Cantón San Felipe de**

Oña: Between Oña an Cuenca, 2700-3300 m, 09-10/09/1923, *Hitchcock, A. S.*

21615(GH, US); "Oriente" Border: eastern Cordillera, between Oña and the Río

Yacuambí, 8000-9500 ft, 10-19/09/1945, *Prieto, F. P-189* (NY, US). **Cantón Sevilla de**

Oro: the eastern Cordillera, 4-6 km north of the village of Sevilla de Oro, 9000-10000 ft, 16/08/1945, *Camp, W. H. E-4732* (NY, US).

Prov. Cañar. Cantón Cañar: 10 km N of Zhud, 2°20'S, 78°56'W, 3200 m,

18/01/1985, *Luteyn, J. L. y Cotton, E. 11095* (NY, US); Road Chunchi – Zhud, 3200 m,

18/02/1985, *Olgaard, B. et al. 57750* (NY). **Cantón:** Carretera Cañar-Azogues, desvío a

Mololve-Ventanas, colecciones en Mololve Grande, 3200-3450 m, 14/08/1987,

Jaramillo, J. 2853 (NY).

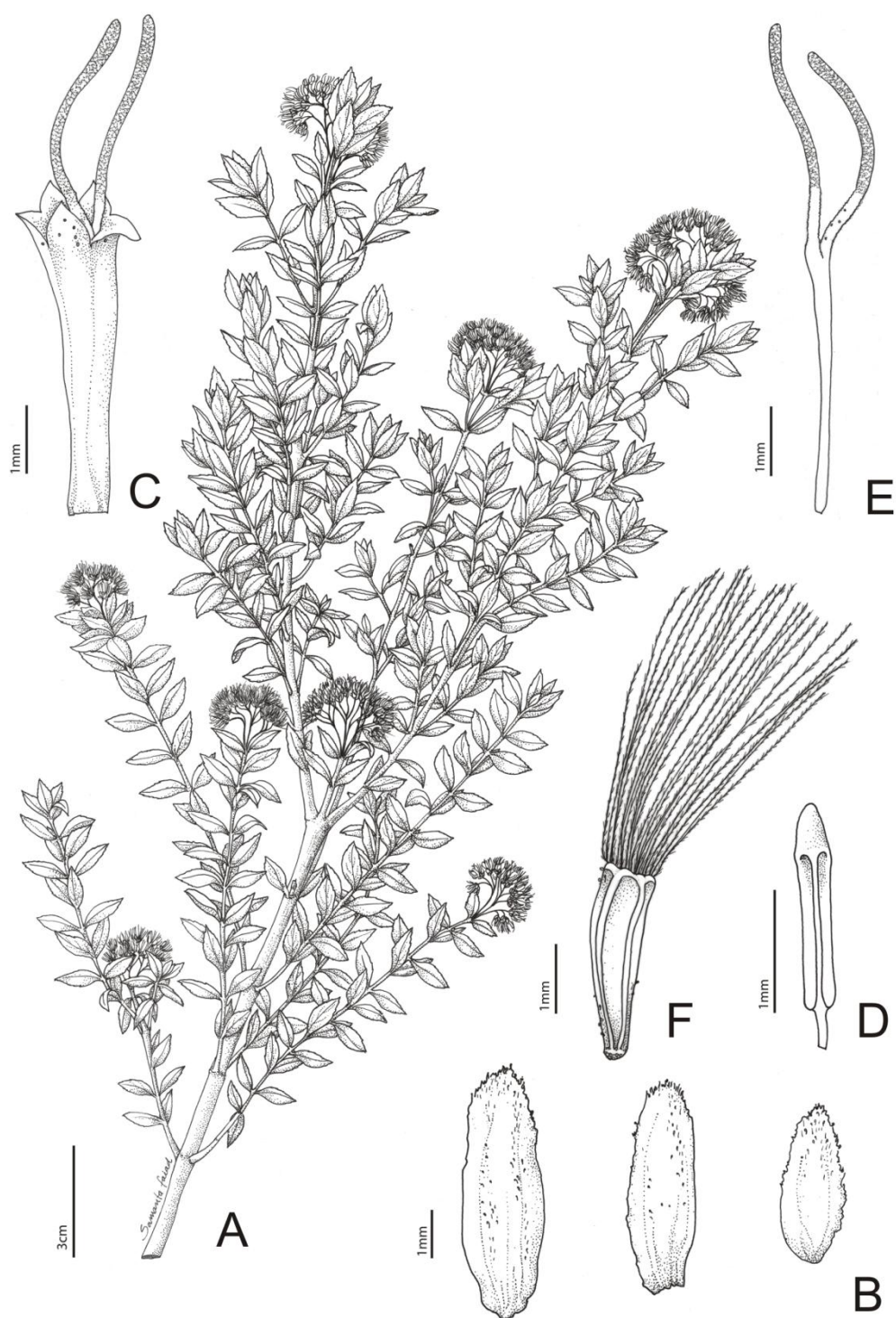


Figura 58. *Kaunia pachanoi*. A, Rama con inflorescencias secundarias. B, Filarios, más interno a más externo de izquierda a derecha. C, Flor sin cipsela ni papus. D, Estambre. E, Estilo. F, Cipsela y papus (A-F: Prieto 189, NY).

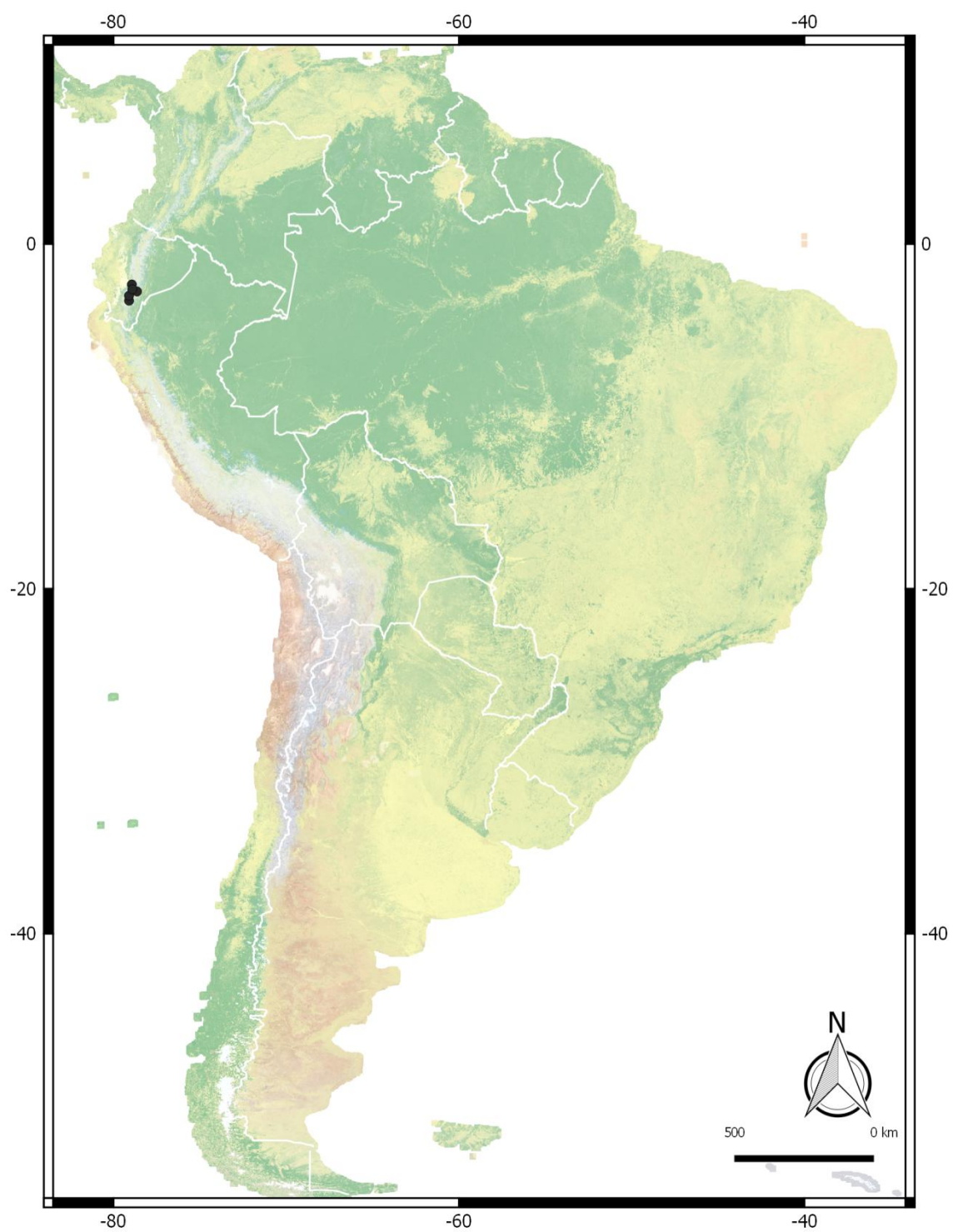


Figura 59. Distribución geográfica de *Kaunia pachanoi*.

10. *Kaunia rufescens* (P. W. Lund ex DC.) R. M. King y H. Rob. Phytologia 47: 257. 1980 (Fig. 60 – 62).

Eupatorium rufescens P. W. Lund ex DC. Prodrum Systematis Naturalis Regni Vegetabilis 5: 168.1836. Tipo: —BRASIL. “Rio de Janeiro, P. W. Lund s.n.”.

Lectotipo: C 10007346 (foto!), designado por Freire y Ariza Espinar 2014; isolectotipos: C 10007344 (foto!), C 10007345 (foto!).

Eupatorium rufescens P. W. Lund. ex DC. var. *glabratum* Hieron. ex B. L. Rob., Contr. Gray Herb. 61: 67. 1920. Tipo: —BOLIVIA. “Cochabamba. Rio Tapacari, 3000 m, 19 Mar 1892, O. Kuntze s. n. ”. Holotipo: NY 00169189! *Eupatorium subtriplinerve* Sch. Bip. Linnaea 30:182. (1859/60), nom. nud.

ARBUSTO de 1,5-4 m de altura. Tallos cilíndricos, erectos, ramificados, amarronados, cortamente pubescentes cuando jóvenes y glabros al madurar, hojosos hasta la inflorescencia, entrenudos de 3-8 cm. HOJAS perennes, pecioladas, pecíolo de 2-6 cm, pubescente, lámina ovado-rómbica, 7-21 x 5-15 cm, base cuneado-redondeada, ápice acuminado, glabras o glabrescentes sobre nervaduras en cara adaxial, cara abaxial pubescente, glandulosa, margen crenado a groseramente dentado, dientes irregulares y mucronados, de 1-3 x 1-7 mm, venación tri o pentanervada, acródroma imperfecta suprabasal, las venas nacen a 2-11 mm de la base. INFLORESCENCIAS cimoides, densas, hojosas, terminales en ejes primarios, ejes tomentulosos. CAPÍTULOS pedunculados, pedúnculos 3-11 mm de longitud, pubescentes, con 1-3 brácteas, opuestas o alternas, 1-2,5 x 0,1-0,3 mm, lineares, base abrazadora, ápice agudo. INVOLUCRO acampanado, filarios 17-26, dispuestos en 2 o 3 series, pubescentes y glandulosos, margen fimbriado, ápice agudo, con esteroma asociado al tejido de conducción. Filarios externos ovados, subagudos, 1,8-3,7 x 0,8-1 mm, intermedios (cuando presentes) ovados, subagudos, 2,8-4,2 x 0,8-1 mm, internos obovado-oblongos, subobtusos, 3,6-4,5 x 0,6-1 mm de ancho, membranáceos. RECEPTÁCULO glabro. FLORES 20-38, corolas blanquecinas o rosas, infundibuliformes, 3,9-5,2 mm de longitud, tubo 2-3 pelos glandulares, lóbulos 0,4-0,8 x 0,5-0,7 mm, superficie externa glandulosa; anteras 1-1,6 x 0,4 mm, apéndice conectival ovado, 0,2-0,3 x 0,3-0,4 mm, tecas obtusas en la base, collar anteral 0,3-0,4 x 0,1 mm; estilo 5,5-9,5 mm de longitud, ramas del estilo 3,2-5,5 mm de longitud, con tricomas glandulares entre las líneas estigmáticas y base de la zona estéril. CIPSELAS 1,7-3,5 mm de longitud, cilíndricas, subasimétricas, estipitadas, glandulosas, seríceas especialmente en las costillas y cerca

de la base, carpopodio diferenciado, cilíndrico. PAPUS formado por aproximadamente 16-28 cerdas barbeladas, connadas en la base en un anillo formado por 5-10 hileras de células, 2,5-4 mm de longitud.

NOMBRES COMUNES: “Mangerona” (Cabrera y Vittet, 1961), “eupatório, mangerona-brava” (Cabrera y Klein, 1989, Flora Digital do Rio Grande do Sul e de Santa Catarina; <http://www.ufrgs.br/fitoecologia/florars/index.php?pag=apresenta.php>), “mata-campo” (Inventario Florestal Continuo do Rio Grande do Sul, <http://coralx.ufsm.br/ifcrs/frame.htm>).

FENOLOGÍA: Se ha encontrado en flor en los meses de Agosto y Septiembre en Argentina (Vega y Dematteis, 2008) y Bolivia, de Abril a Julio (otoño e invierno) en Brasil (Cabrera y Klein, 1989) y Junio-Julio en Paraguay (Cabrera, 1996).

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Sur de Brasil (Mato Grosso do Sul, Minas Gerais, Rio de Janeiro, São Paulo, Paraná, Rio Grande do Sul, Santa Catarina) (Viera Barreto, et al., 2016); nordeste de Argentina (Misiones); este de Paraguay (Concepción y Guairá) y sur de Bolivia (Cochabamba) (Fig. 61).

ECOLOGÍA Y HÁBITAT: Es un elemento característico del Cerrado y la Mata Atlántica (Viera Barreto et al., 2016), planta heliófita y sin pronunciadas afinidades por condiciones físicas específicas de suelos, en Santa Catarina es rara; encontrada en capoeiras y bordes de selvas, en altitudes de 350 a 700 m s.m. (Cabrera y Klein, 1989). En Argentina y Paraguay habita en selvas húmedas de la provincia fitogeográfica Paranaense (Freire y Ariza Espinar, 2014). En Bolivia se cita a ésta especie para los valles secos de Cochabamba (Jorgensen et al., 2010), aunque se ha encontrado también dentro del mismo departamento en zonas más húmedas (Paracti).

USOS: Utilizada ampliamente en medicina popular del sureste de Brasil, por ejemplo en Rio Grande do Sul, se utiliza para tratar la tos crónica, bronquitis, gripes, para expeler piedras de los riñones, afecciones de la piel, enfermedades del útero, puntadas, dolores del cuerpo, “amarelao” y para coagular la sangre (Inventario Florestal continuo de Rio Grande do Sul, <http://coralx.ufsm.br/ifcrs/frame.htm>).

ETIMOLOGÍA: El epíteto *rufescens*, deriva del latín “rufus” (rojizo), haciendo referencia al color ferrugíneo de la pubescencia en órganos jóvenes.

OBSERVACIONES: Notas nomenclaturales: La variedad *glabratum*, fue nombrada por Hieronymus pero sin descripción. Kuntze la vuelve a nombrar (1898) pero tampoco describe la especie, solo cita una localidad: Cochabamba. Rio Tapacari, por lo que genera otro nomen nudum. Dicha localidad, posteriormente es mantenida por B. L.

Robinson (1920) cuando publica validamente la variedad. Durante el transcurso de esta revisión, se identificaron materiales que habían sido determinados como *Eupatorium rufescens* var. *glabratum*, pero observando una amplia cantidad de materiales adicionales se comprobó que la diferencia es muy sutil y difícil de cuantificar en cuanto a la menor o mayor pubescencia de las hojas, por lo que se apoya la sinonimia.

MATERIAL ADICIONAL EXAMINADO:

ARGENTINA.

Prov. Misiones. Dpto. Iguazú. Parque Nacional Iguazú, paredón frente a isla San Martín, 17/08/1991, *Vanni, R.* 2770 (CTES); Parque Nacional Iguazú, sendero de observación, 10/08/1995, *R. Vanni* 3441 (CTES); Ruta 6 entre Ruta Nac. 12 y Campo Veira, 31/07/1986, *Esc? Et Fontana* 05615 (SI).

BRASIL.

Estado Santa Catarina. Mun. Lauro Müller. Serra do Río Rastro, 700 m, 31/05/1968, *Reitz y Klein* 18139 (LP); Vargem Grande, 350 m, 11/07/1958, *Reitz y Klein* 6729 (LP); Novo Horizonte, 400 m, 11/06/1959, *Reitz y Klein* 8861 (NY). **Mun. Gravatal.** 500 m, 17/06/1995, *Matzenbacher, N. I.* 28 (F).

Estado de Minas Gerais. Mun. De Monte Belo, Fazenda Lagoa, 19/07/1987, *Vieira, M. C. W.* 1228 (NY). **Mun. Caldas,** 00/08/1903, *Edwall* 16336 (GH).

Estado de Rio Grande do Sul. Mun. Vila Flores, 800 m, 17/09/1992, *Wasum, R. et al.* 8637 (NY). **Mun. São Leopoldo,** Dos Irmãos, 03/07/1935, *Rambo, B.* 1971 (LP). **Mun. de Farroupilha,** 24/09/1991, *Wasum, R. et al.* 7972 (NY).

Estado de Sao Paulo. Mun. Campos do Jordao, Km. 146, Estrada São Jose, 16/08/1974, *Sakane, M.* 149 (NY); Serra da Mantiqueira, entre Itajubá e Guaratinguetá, 14/07/1962, *Castellanos, A.* 23381 (F). **Mun. de Iguape,** Morro de Iguape, 25/07/1907, *Usteri, A.* 16444 (GH); Bananal, Estrada Pa Sertao do Rio Vermello, 20/07/1932, *Brade* 15901 (LP).

Estado de Paraná. Mun. Laranjeiras do Sul, Rod. BR-277, 3 km L do Rio Kagu, 19/08/1985, *Hatschbach, G. y Cervi, A. C.* 49550 (NY).

BOLIVIA.

Dpto. Cochabamba. Prov. Chapare. Paracti, Incachaka, sobre carretera nueva (7) que une Sta Cruz-Cochabamba, km 84, 2021 m. s. m., 30/08/2015, *Viera Barreto, J. N. et al.* 65 (LP)

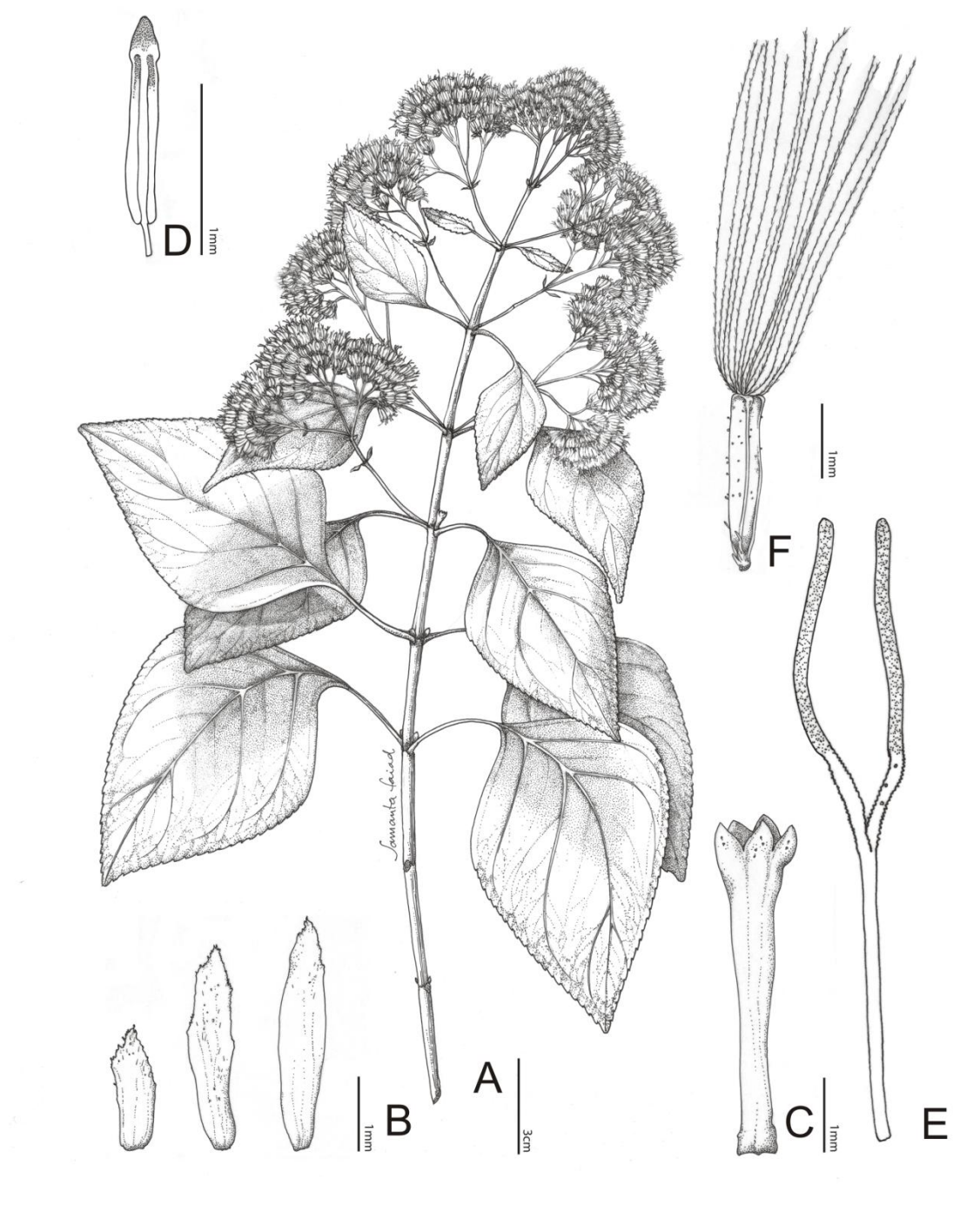


Figura 60. *Kaunia rufescens*. A, Rama con inflorescencia secundaria. B, Filarios, más externo a más interno de izquierda a derecha. C, Corola. D, Estambre. E, Estilo. F, Cipsela y papus (A-F: Hatschbach 49550, NY)

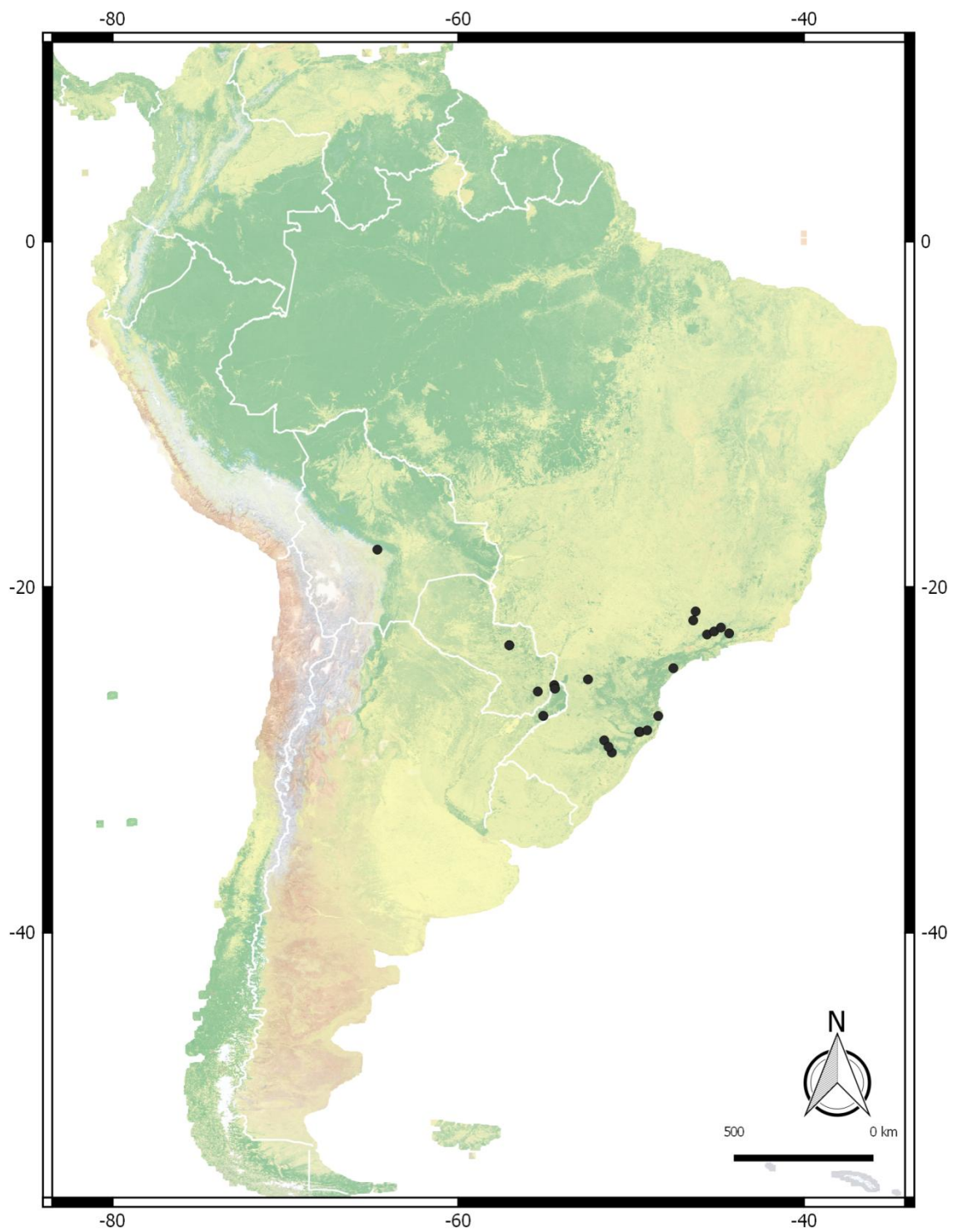


Figura 61. Distribución geográfica de *Kaunia rufescens*.

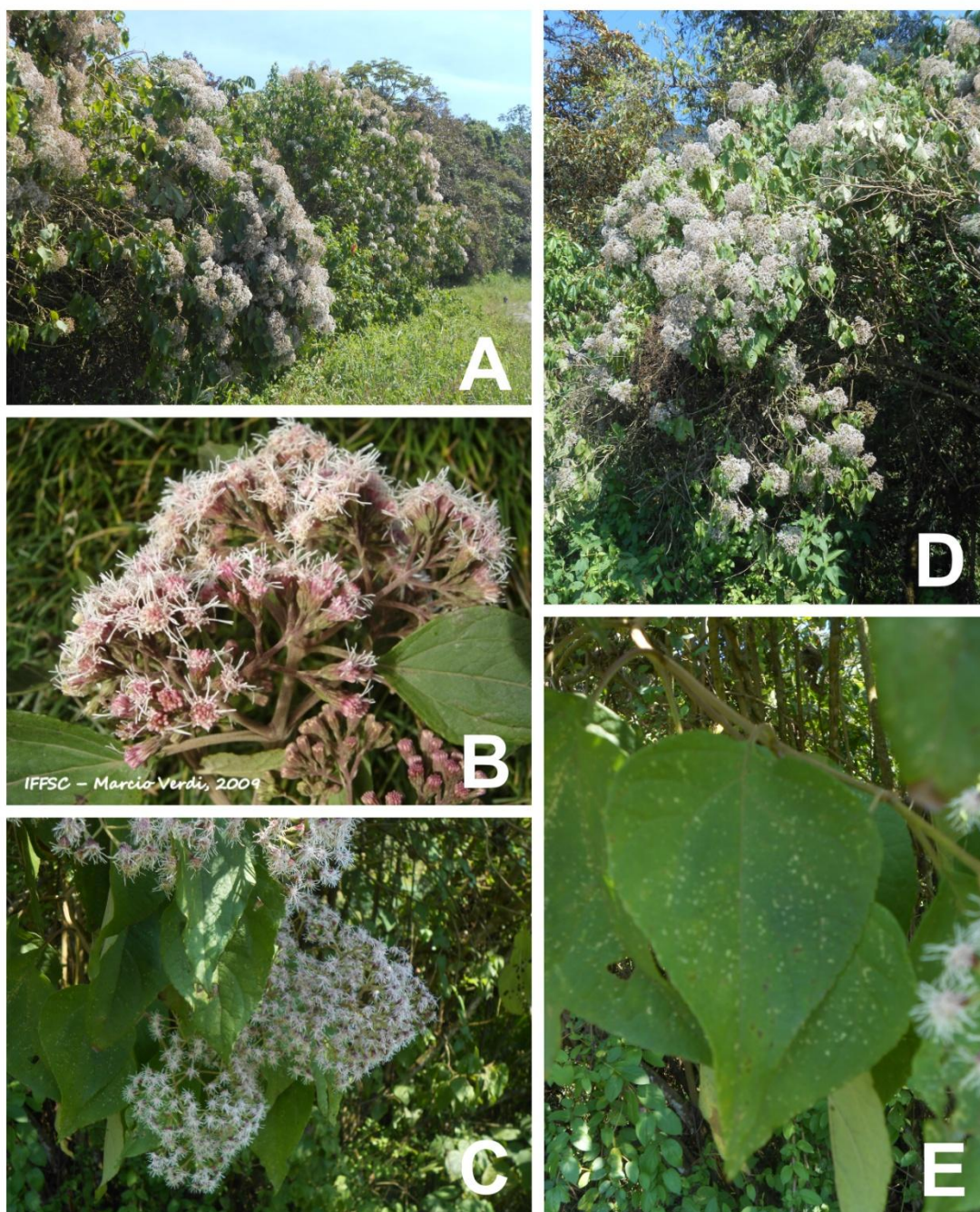


Figura 62. Fotografías de *Kaunia rufescens*. A, A y D, Hábito. B y C, Detalle de inflorescencia secundaria. E, Detalle de hoja. Fotografía B tomada de Marcio Verdi; Flora Digital de Rio Grande do Sul y de Santa Catarina; http://www.ufrgs.br/fitoecologia/florars/open_sp.php?img=2578).

11. *Kaunia saltensis* (Hieron.) R. M. King y H. Rob. *Phytologia* 47: 257. 1980 (Fig. 63 – 65).

Eupatorium saltense Hieron. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* herausgegeben 22: 673-798. 1897. Tipo: — ARGENTINA. Salta: “Cafayate, Río Colorado, 8 Enero 1972, *Krapovickas, A. y Cristóbal, C. L. 20687*”. Neotipo: F 1783063!, designado por Viera Barreto y Sancho, 2014; isoneotipos: GH 00273967!, LP!, CTES!.

Eupatorium eucosmum B. L. Rob. *Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University* 61: 6. 1920. Tipo: —“BOLIVIA. Dept. Tarija, in the southern part of the country at Padcaya, alt. 2300 m., *Fiebrig 2576*” Holotipo: GH 00007661!; isotipos: A 00007660 (foto!), US 00147592 (foto!).

ARBUSTO de hasta 4 m de altura. Tallos cilíndricos, erectos, algo ramificados, cortamente pubescentes y violáceos cuando jóvenes, glabros y amarronados al madurar, entrenudos 2-5,5 cm de longitud. HOJAS perennes pecioladas, pecíolo de 1-4 cm, glabro, lámina comúnmente ovada u ovado-lanceolada, 4-10 x 2,5-6,5 cm, base cuneado-redondeada, a veces algo asimétrica, ápice agudo o acuminado, glabras en ambas caras, margen aserrado o crenado, dientes irregulares 0,5-3 x 1,4-6 mm, venación trinervada, acródroma basal imperfecta. INFLORESCENCIAS cimoides densas, subáfilas (con un par de hojas reducidas en cada punto de división de ramas), terminales en ejes primarios, ejes tomentulosos. CAPÍTULOS pedunculados, pedúnculos 3-10 mm de longitud, con 1-4 brácteas opuestas o alternas, lineares, 0,7-3 x 0,2-0,4 mm, base abrazadora, ápice agudo. INVOLUCRO acampanado, de 3-4 mm x 3-6 mm, filarios 12-23, dispuestos en 2 o 3 series, puberulentos, ápice obtuso o subobtusos, margen fimbriado, con esteroma asociado a tejido de conducción. Filarios externos ovados 1,7-2,5 x 0,4-1 mm; intermedios (cuando presentes) ovado-lanceolados, 2,5-3 x 0,7-1 mm, internos oblongo-lanceolados, 2,8-4 x 0,4-0,7 mm, membranáceos. RECEPTÁCULO glabro. FLORES 15-30, corolas blanquecinas, infundibuliformes, 3,5-4,6 mm de longitud, tubo glabro o excepcionalmente con 2 o 3 pelos glandulares, lóbulos 0,4-0,6 x 0,3-0,5 mm, superficie externa glandulosa, a veces con papilas alargadas en sus extremos; anteras 1,2-1,9 mm x 0,4 mm, apéndice conectivo 0,2-0,3 x 0,3-0,4 mm, tecas obtusas en la base, collar anteral 0,3-0,4 x 0,1 mm; estilo 6-9,5 mm de longitud, ramas del estilo de 2-5 mm longitud, tricomas glandulares en el estilo ausentes.

CIPSELAS 1,5-3 mm, cilíndricas a obovado-fusiformes, estipitadas y subasimétricas, glandulosas, esparcidamente seríceos especialmente en costillas y base, carpopodio diferenciado, en forma de tapón, con 4-5 hileras de células con paredes engrosadas. PAPUS formado por aproximadamente 20-33 cerdas barbeladas, connadas en la base en un anillo formado por 5-10 hileras de células, 2-4,1 mm de longitud.

NOMBRES COMUNES: “Jaya, towi” (Bolivia, Tapacarí) (Brandt et al., 2013), “jalancacho” (Bolivia, Tarija) (Valenzuela Celis, 1993), “laphilla”, “salancachi” (Jørgensen et al., 2010).

FENOLOGÍA: Florece de Septiembre a Mayo.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Yungas de Argentina (Salta y Jujuy) y sur de Bolivia (Tarija, Chuquisaca, sur de Santa Cruz y sur de Cochabamba).

ECOLOGÍA Y HÁBITAT: Es un elemento característico de los bosques del noroeste de Argentina y sur de Bolivia. Crece en la Provincia Biogeográfica de las Yungas (Cabrera, 1978; Valenzuela Celis, 1993; Cabrera y Freire, 1997; Hind, 2011), principalmente entre los 1500-2600 m s.m. (Agaesen, 2012; López, 2003; Blundo et al., 2012; Malizia et al., 2012). En los bosques de aliso (*Alnus jorullensis* Kunth) los grandes arbustos de *K. saltensis* son subdominantes, así como también en los bosques de pino del cerro (*Podocarpus parlatorei* Pilg.) (Lieberman Cruz y Pedrotti, 2006; Malizia et al., 2012). Se encuentra muy comúnmente asociada a *K. lasiophthalma*, en bordes de camino, bordes de ríos y arroyos y lugares disturbados, aunque también vive a mayores alturas.

USOS: Su madera suele utilizarse como combustible, pero parece ser de mala calidad (Novara, 2009). En un estudio sobre la importancia cultural y el conocimiento sobre las especies leñosas con potencial uso agroforestal en una comunidad rural de los Andes Bolivianos, *K. saltensis* mostró ser de una utilidad media y un uso activo bajo (Brandt, et al., 2013)

ETIMOLOGÍA: El epíteto *saltensis* hace referencia a su distribución geográfica en la provincia de Salta (Argentina).

OBSERVACIONES: En el marco de esta tesis, se designó un neotipo para el nombre de esta especie ya que el material original fue destruido en B y no se encontraron duplicados del mismo en otros herbarios, incluídos CORD y B.

MATERIAL ADICIONAL EXAMINADO:

ARGENTINA.

Prov. Jujuy. Dpto. Dr. Manuel Belgrano. Termas de Reyes, 23/01/1944, *Cabrera, A. L.* 8143 (LP, SI); ib. 03/12/1996, *Delucchi, G.* 1468 (LP); ib. 13/01/1971, *Fabris, H. A.* 8037 (LP, MO, SI); ib. 17/02/1940, *Burkart, A. y Troncoso, N. S.* 11206 (LP); ib. 28/02/1945, *Abbiatti, D. y Claps, L.* 812 (LP, SI); Lagunas de Yala, 08/04/1945, *O'Donell, C. A.* 2842 (GH); ib. 21/01/2007, *Paula-Souza, J. et al* 7549 (CTES, SI), Camino de Termas de Reyes a Lagunas de Yala, 1829 m s.m., *Viera Barreto, J. N. y Sancho, G.* 21 (LP); Quebrada del Jaire, camino a Tiraxi, 20/05/1962, *Cabrera, A. L. et al* 14681 (LP, SI), Quebrada de Guerrero, 08/01/1968, *Cabrera, A. L. et al.* 18904 (LP, MO, SI), Quebrada de Lozano, 18/04/1975, *Cabrera, A. L. et al.* 26072 (LP); El Cucho, 05/11/1961, *Fabris H. A. et al.* 2791 (LP, GH, SI), Villa Achaval, 02/12/1969, *Cabrera, A. L. y Kiesling, R.* 20072 (LP, SI); Cerro Zapla, 14/11/1980, *Cabrera, A. L. et al.* 31997 (MO, SI); ib. 1491 m s.m., *Viera Barreto, J. N. y Sancho, G.* 19 (LP); Capital, 1250 m s.m., 09/12/1905, *Lillo, M.* 4631 (GH). **Dpto. Ledesma.** Abra de Cañas, 09/04/1971, *Legname P. R. y Cuezzo, A. R.* 8067 (LP). **Dpto. Santa Bárbara.** Cerro Centinela, 11/02/1964, *Fabris, H. A. et al.* 5154 (LP, SI); ib. 06-07/01/1966, *Cabrera, A. L. et al.* 17370 (LP, SI). **Dpto. Tumbaya.** Volcán, Cantera, 09/01/1966, *Fabris, H. A. et al.* 6329 (LP, SI). **Dpto. Valle Grande.** Valle Grande, 26/01/1974, *Kiesling, R. et al.* 569 (LP); Abra de Cañas, 1707 m s.m., 02/12/1969, *P. R. Legname y Cuezzo, A. R.* 7259 C (GH); Valle Colorado, 23/12/1962, *Fabris, H. A.* 3556 (LP, SI); Río Jordán, 1600 m s.m., 20/02/1964, *Fabris, H. A. et al.* 5334 (LP, SI).

Prov. Salta. Dpto. Cafayate. Río Colorado, 08/01/1972, *A. Krapovickas y Cristóbal, C. L.* 20687 (LP, CTES, GH, F); ib. 00/12/1896, *Spegazzini, C. s.n.* (LP). **Dpto. Capital.** San Lorenzo, 28/05/1933, *Cabrera, A. L.* 2991 (LP, SI); ib. 17/02/1946, *Cabrera, A. L.* 9113 (LP); ib. 28/05/1933, *Cabrera, A. L.* 2991 (GH); ib. 02/12/1960, *Gautier, E. D.* 4472 (LP). **Dpto. Guachipas.** Ruta 9, Cuesta del Lajar, 23 km al SE de Guachipas, 1900-2000 m, 16/01/1990, *Novara, L. J. y Bruno, S.* 9382 (CORD). **Dpto. La Candelaria.** Ruta 9, quebrada Río Grande del Sauce, a 19 km de "El Jardín", 1200 m, 26/02/1967, *Okada, K.* 2935 (LP). **Dpto. La Caldera.** Entre Yacones y el Potrero del Castillo, 1900 m, 12/03/1952, *Sleumer, H. y Vervoorst, F.* 2797 (LP); Camino a Jujuy, 01/02/1949, *Cabrera, A. L. y Schwabe, H.* 218 (LP); Ruta 68 camino a Jujuy, 1469 m.s.m, 30/11/2013, *Viera Barreto, J. N. et al.* 17 (LP); Lesser, 1750 m, 16/11/1980, *Lapata, S. R.* 37 (NY); Arroyo Castellanos, en el camino a Lesser, bajando el puente siguiendo el lecho del arroyo, 1415 m s.m., *Viera Barreto, J. N.* 1 (LP); *Viera Barreto,*

J.N. 2 (LP); *Viera Barreto, J.N. 3* (LP); Alto La Sierra, km 1638, 04/11/1987, *Núñez V. y Marmol, L. A. 310* (CORD). **Dpto. La Viña.** Coronel Moldes, La Hayada, 14/11/1942, *Burkart, A. 13270* (LP). **Dpto. Rosario de Lerma.** *Hunziker 12318* (SI); ib. *Hunziker, A. T. 12603* (SI); ib. 02/12/1960, *Burkart, A. 22038* (SI); Campo Quijano, 1200 m, 20/01/1941, *Meyer, T. 3509* (GH); ib. 1600 m, 17/01/1929, *S. Venturi 8063* (SI, GH); ib. 27/03/1977, *Krapovickas, A. y Schinini, A. 30606* (CTES, SI); ib. 00/01/1937, *Job, Maria Manuela 1553* (LP); ib. 18/11/1942, *Burkart, A. 13269* (LP, SI); Quebrada del Toro. Ruta 51 km 32-32,5, 1 km antes de Viaducto Río Toro, 1750 m, 19/01/2002, *Novara, L. J. 11630* (CTES); Quebrada del Toro, entre Virrey Toledo y El Alisal, 1680 m, 03/04/1971, *Correa, M. N. 4367* (LP); Quebrada de los Toros, Ruta 51. A partir del km 20 aproximadamente hacia El Alisal, 1594 m s.m., 29/11/2013, *Viera Barreto, J. N. et al. 12* (LP); Ruta de San Antonio de Los Cobres, km 29., en cruce estación Virrey Toledo, 1620 m, 01/12/1986, *Charpin, A. y Novara, L. Ac 20735* (MO, SI); Potrero de Linares, 17/03/1958, *Cabrera, A. L. y Marchionni, J. M. 13136* (LP, NY).

BOLIVIA

Dpto. Santa Cruz. Prov. Florida. 5 km. (by road) and 3 km. (by air) NE of Bermejo, Cerro Herradura, 1450 m, 25/09/1990, *Nee, M. 38919* (NY); Camino al Sillar, subida a la antena, 25/08/2015, *Viera Barret, J. N. et al. 49* (LP). **Prov. Manuel María**

Caballero. 4, 5 km (by air) N of Comarapa, 2200 m, 27/11/1999, *Nee, M. 50715* (NY, F). **Prov. Vallegrande.** Quebrada del Zorro, San Antonio, 1,5 km S de Vallegrande, 2030 m, 30/04/1989, *Vargas C., I. G. 164* (NY, MO, CORD); Tramo entre El Zapallar-Pujio. Ubicado a 15 km al S de Pucará (línea recta), 2000 m, 29/12/1990, *Vargas C., I. G. 881* (NY, CORD); Loma larga a 60 km al sur de Vallegrande, 1966 m, 06/01/2006, *Hurtado, R. 506* (LPB).

Dpto. Tarija. Prov. Aniceto Arce. Valle lateral del río Camacho, Valle Soledad a la altura de la Comunidad La Huerta, 2650 m, 16/12/1987, *Beck, G. y Liberman, M. 16174* (LP, SI); 5 km S of comunidad Guayavillas, (28,3 km S of Padcaya) on road to Bermejo, 1800-1900 m, 05/05/1983, *Solomon, J. C. 10504* (MO). **Prov. Burdet O'Connor.** 19,7 km E of Narvaez on road to Entre Rios (8,7 km W of Entre Rios), 1450 m, 05/10/1983, *Solomon, J. C. 11070* (MO); ex camino carretero, Papachacra-río Tambo, 2050 m, 16/02/2006, *Zenteno, F. et al. 3773* (LPB). **Prov. Cercado.** Pampa Redonda, 2100 m, 06/02/2006, *Gallegos, S. et al. 169* (LPB); ib. 2000 m, 07/02/2006, *Zenteno, F. et al. 3514* (LP); 54,9 km E of Tarija-Padcaya road, on road to Entre Rios,

2050 m, 01/05/1983, *Solomon, J. C. 10312* (NY, MO). **Prov. Eustaquio Méndez.** 5 km antes de Padcaya, 1900 m, 1986, *Ehrich, R. 45* (LP).

Depto. Chuquisaca. Prov. Belisario Boeto. Comunidad Huerta Mayu, 2,5 km al SW de la localidad de Villa Serrano, 2230 m, 28/02/1994, *Serrano, M. 709* (LP); Comunidad Ovejeros, 5 km al NE de la Localidad de Villa Serrano, 2275 m, 27/02/1994, *Serrano, M. 633* (LP).

Dpto. Cochabamba. Prov. Carrasco. 5 kms W of the bridge at Pojo, 2400 m, 05/02/1987, *Merrill King, R. y Solomon, J. C. 9652* (LPB).

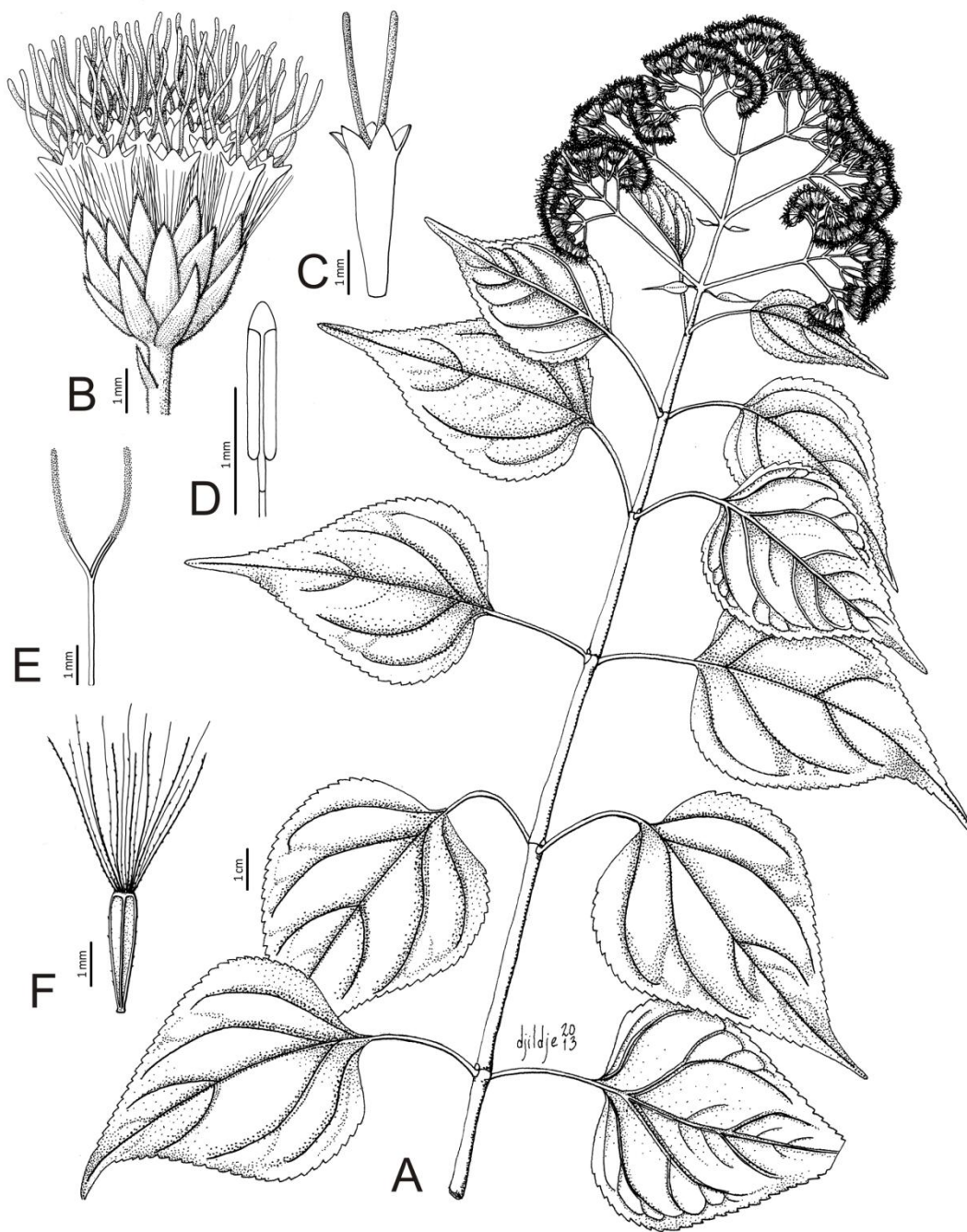


Figura 63. *Kaunia saltensis*. A, Rama con inflorescencia secundaria. B, Capítulo. C, Flor sin cipsela ni papus. D, Estambre. E, Estilo. F, Cipsela y papus. (A-E, Solomon, J. C. 10312, NY).

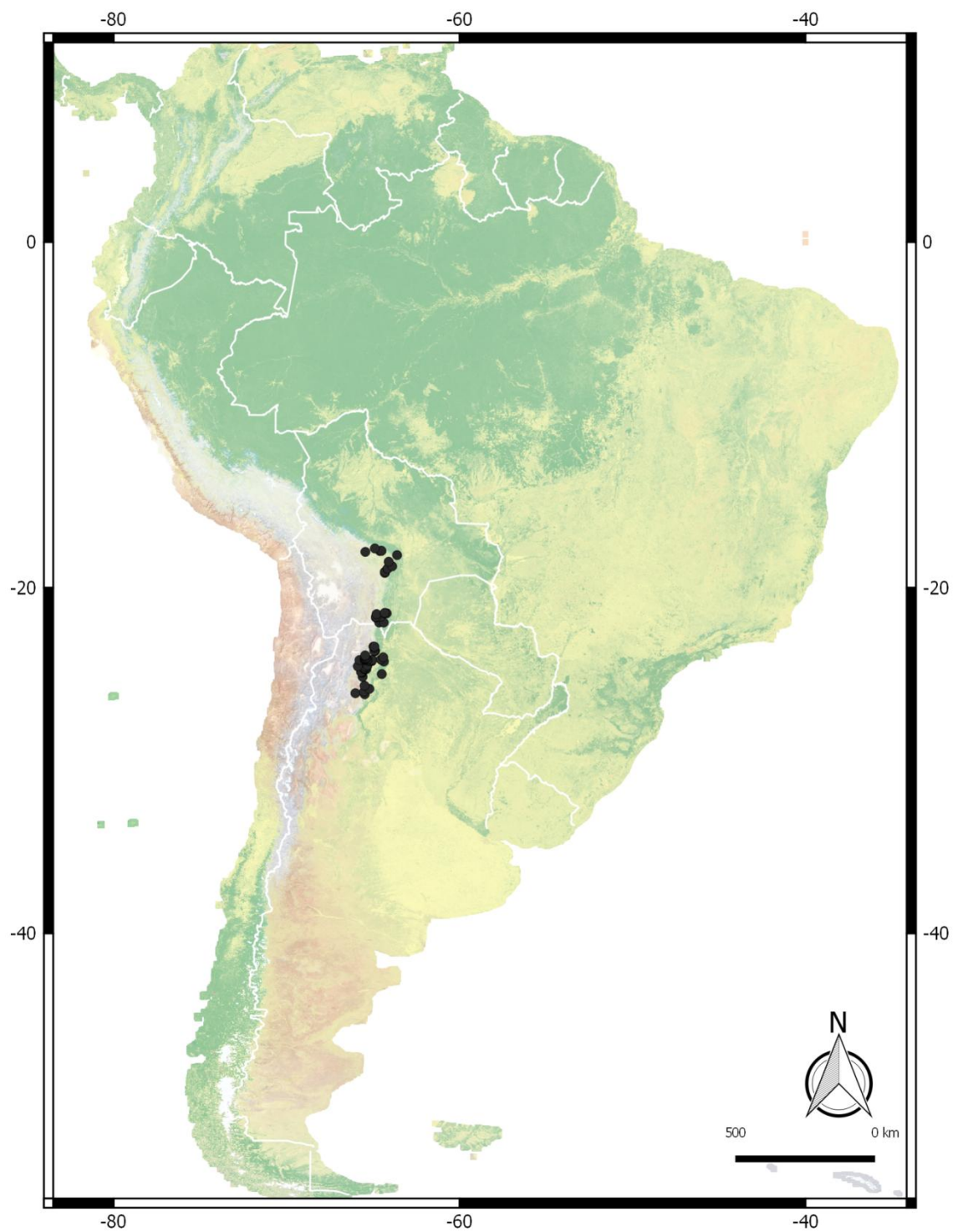


Figura 64. Distribución geográfica de *Kaunia saltensis*.

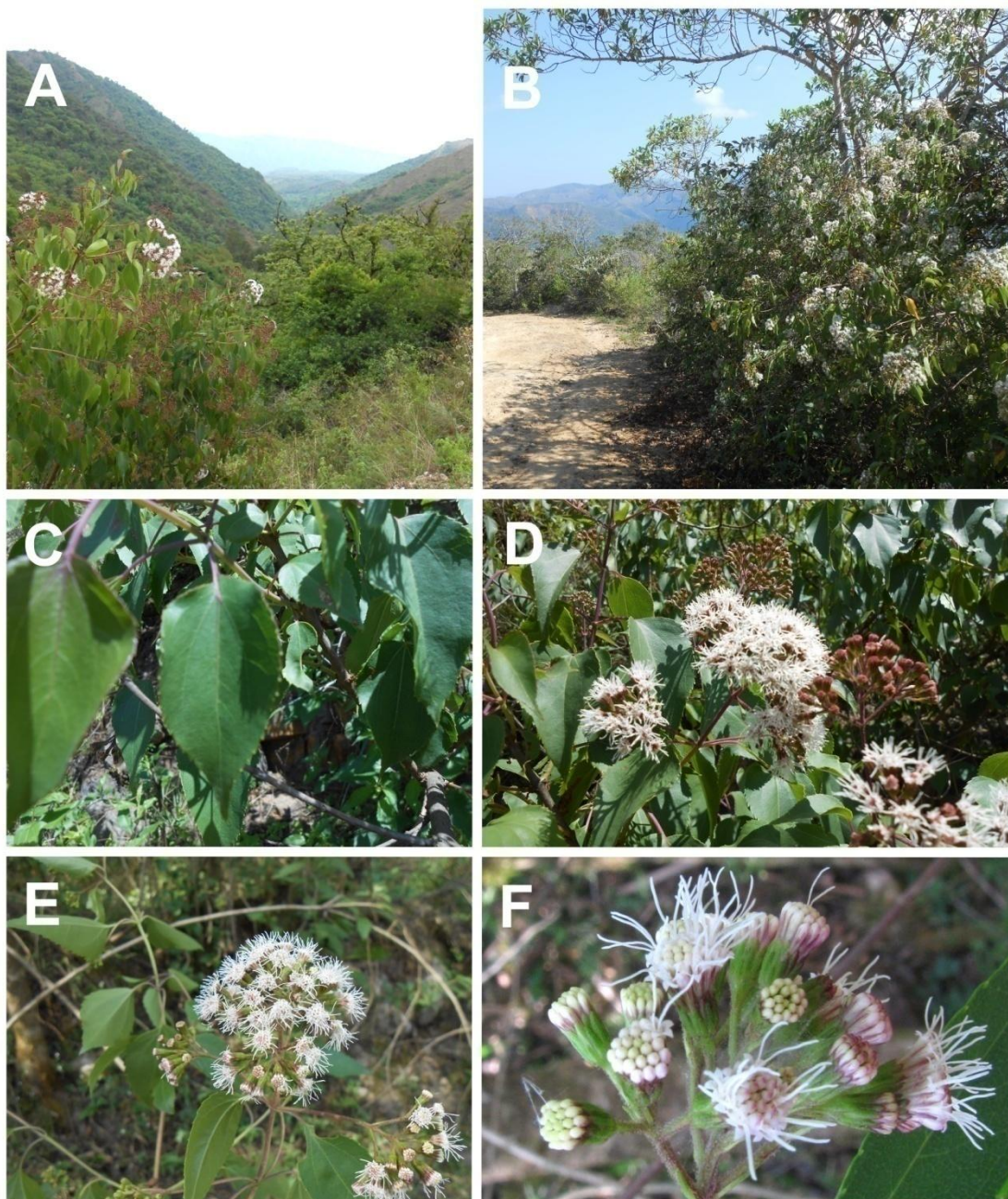


Figura 65. Fotografías de *Kaunia saltensis*. A y B, Hábito. C, Detalle de hojas. D y E, Inflorescencias secundarias. F, Detalle de capítulos.

XII- ESTABLECIMIENTO DE PRIORIDADES DE CONSERVACIÓN

1. Introducción

Las especies de *Kaunia*, en su mayoría, presentan una distribución restringida y son endémicas de áreas limitadas especialmente de los bosques montanos andinos. Tal es el caso de *K. eucosmoides*, endémica de Perú (Beltrán et al., 2006), y *K. pachanoi*, endémica del Ecuador. Esta última especie, incluso, ha sido tratada en la lista roja de la UICN (*International Union for the Conservation of Nature and Natural Resources*) con el status de “Endangered” (en peligro de extinción) (Montúfar y Pitman, 2003). Dos de las tres especies de *Kaunia* presentes en Argentina, *K. lasiophthalma* y *K. saltensis*, también son componentes importantes de la Provincia Fitogeográfica de las Yungas (Cabrera, 1971). Ambas especies fueron encontradas dentro de áreas protegidas de nuestro país: *K. saltensis* en la Reserva Provincial El Nogalar de los Toldos (Salta) y en el Parque Provincial Potrero de Yala (Jujuy) y *K. lasiophthalma* en el Parque Nacional El Rey, Baritú y Reserva Provincial El Nogalar de los Toldos (Salta), Parque Nacional Campo de los Alisos (Tucumán) y Parque Provincial Potrero de Yala (Jujuy) (www.sib.com.ar). Además *K. saltensis* se encuentra dentro de la categoría 4 (plantas restringidas) según el proyecto de Plantas Endémicas de la Argentina (www.lista-planear.org). La tercer especie argentina, *K. rufescens*, se encuentra citada para el norte de la provincia de Misiones y se la ha encontrado dentro del Parque Nacional Iguazú (Vega y Dematteis, 2008).

El sistema más ampliamente difundido para establecer prioridades de conservación es el de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN) que permite asignar una categoría de amenaza a cada especie basándose en datos sobre su demografía, distribución, persistencia del hábitat y otras contingencias previsibles.

En la presente tesis se pretende brindar por primera vez un análisis del estado de conservación de las especies argentinas de *Kaunia* utilizando como base la metodología propuesta por la UICN, evaluando el grado de amenaza que presentan las poblaciones de éstas especies y brindando una aproximación preliminar global para la toma de decisiones relativas a la protección y manejo de sus hábitats.

2. Materiales y métodos

El estado de conservación de las especies argentina de *Kaunia* (*K. lasiophthalma*, *K. saltensis*) fue evaluado usando información en la literatura, materiales de herbario y observaciones realizadas a campo durante los viajes de colecta y mediante análisis cuantitativos relacionados a su distribución geográfica. Para esto se utilizaron los criterios de la UICN version 3.1, segunda edición (IUCN, 2012) siguiendo las “Guías para la utilización de las Categorías y Criterios de la Lista Roja de la UICN” versión 12 (IUCN, 2016).

La especie *K. rufescens*, si bien ha sido citada para Argentina, al norte de la provincia de Misiones y dentro del Parque Nacional Iguazú (Vega y Dematteis, 2008), no ha sido encontrada nuevamente en los lugares previamente citados durante un viaje de colecta a Misiones realizado durante la elaboración de esta tesis. Los puntos de colecta citados por los autores Vega y Dematteis (2008), sufrieron grandes inundaciones durante el verano de 2014, por lo que podría suponerse que los ejemplares de *K. rufescens* no han podido volver a establecerse en los mismos sitios. Por esta razón, en ésta tesis no se analizará el estado de conservación de ésta especie en Argentina hasta que se vuelvan a encontrar poblaciones de la misma en nuestro país y poder observar directamente el estado y ubicación de las poblaciones.

En cuanto a la metodología propuesta por la UICN, los criterios y categorías para las especies según la amenaza de extinción están clasificados en 9 categorías (Fig. 66), que se mencionan a continuación: EXTINCT (EX): *Extinto*; EXTINCT IN THE WILD (EW): *Extinto en su estado Silvestre*; CRITICALLY ENDANGERED (CR): *En Peligro Crítico*; ENDANGERED (EN): *En Peligro*; VULNERABLE (VU): *Vulnerable*; NEAR THREATENED (NT): *Cerca de Amenaza*; LEAST CONCERN (LC): *Menor Preocupación*; DATA DEFICIENT (DD): *Datos Deficientes* y NOT EVALUATED (NE): *No Evaluado*.

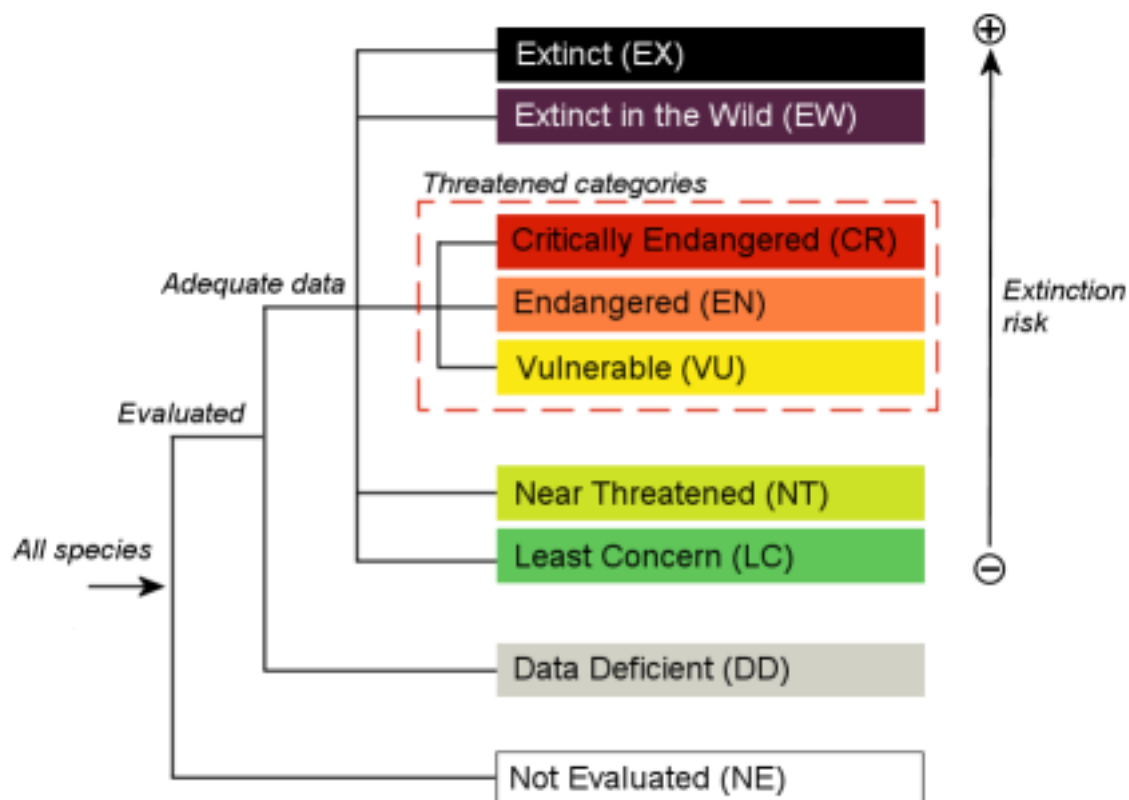


Figura 66. Estructura de las categorías de la Lista Roja de la UICN (tomado de “Guidelines for Using the IUCN Red List Categories and Criteria” version 11, UICN 2016)

Según la UICN existen cinco criterios (A-E) utilizados para evaluar la pertenencia de una especie a una de las categorías de amenaza (en peligro crítico, en peligro o vulnerable) de la lista roja de la UICN: (A) reducción del tamaño poblacional; (B) Distribución geográfica representada como extensión de presencia y/o área de ocupación; (C) Pequeño tamaño de la población y disminución; (D) Población muy pequeña o restringida y (E) Análisis cuantitativo (que indique la probabilidad de extinción en estado silvestre). Para colocar a un taxón en cualquiera de las categorías de evaluación, se necesita solo el apoyo de uno de los criterios (A, B, C, D o E), aunque el taxón debe evaluarse bajo la mayor cantidad de criterios posibles, y solo el criterio para la mayor categoría de peligro que se haya encontrado debe ser listado (UICN, 2016). Al no contar con información de abundancia, individuos maduros, ni genética de poblaciones, en este análisis se evaluaron únicamente los criterios A y B para estimar el estatus de conservación de las especies. Para la evaluación mediante el criterio A

(reducción del tamaño poblacional), la información se recopiló de la literatura, de las etiquetas de colección y de las observaciones personales durante los viajes de colecta. Si bien los criterios de la UICN son claramente de naturaleza cuantitativa y no se cuenta para estas especies con datos cuantitativos de reducción del tamaño poblacional a lo largo del tiempo, se aclara en el manual de UICN (2012) que la ausencia de datos de alta calidad no debería disuadir de intentar aplicar los criterios, puesto que se consideran como aceptables los métodos que involucran estimación, inferencia y proyección. Mientras puedan ser razonablemente sustentados, la inferencia y la proyección pueden basarse en la extrapolación de riesgos presentes o futuros (incluyendo su tasa de cambio), o de factores de abundancia o distribución de la población (incluyendo la dependencia de otros taxones) (UICN, 2012).

Para la evaluación mediante el criterio B (distribución geográfica representada como extensión de presencia y/o área de ocupación), se procedió al cálculo de la extensión de presencia de ambas especies en estudio. La extensión de presencia se define como el área contenida dentro de los límites imaginarios continuos más cortos que pueden dibujarse para incluir todos los sitios conocidos, inferidos o proyectados en los que un taxón se encuentre presente, excepto los casos de vagabundeo (UICN, 2012). La extensión de presencia puede ser medida frecuentemente por un polígono convexo mínimo (el polígono de menor superficie que contenga todos los lugares de presencia, pero que ninguno de sus ángulos internos exceda los 180 grados). Para la evaluación de *K. lasiophthalma* y *K. saltensis* primero se procedió a la georreferenciación de todos los puntos de colecta conocidos para ambas especies. Luego, los polígonos convexos mínimos se generaron en el software de libre acceso Quantum Gis v. 2.8 (2009), utilizando la herramienta de geoprocso “Envolvente convexa”, que define el polígono de menor área que contiene todos los puntos que representan a través de su localización geográfica la ocurrencia de estas especies. A partir de dichos polígonos se calculó la extensión de presencia en km².

3. Resultados y Discusión

Con la evidencia que se ha podido obtener de forma directa e indirecta sobre el estado general de las poblaciones de las dos especies de *Kaunia* analizadas, se les asigna preliminarmente la categoría “Menor preocupación” (LC). En esta categoría se

consideran taxones que, habiendo sido evaluados, no cumplen ninguno de los criterios que definen las categorías de En Peligro Crítico, En Peligro, Vulnerable o Casi Amenazado.

En cuanto al criterio A (Reducción del tamaño poblacional), se tienen evidencias de varias poblaciones persistentes y bien establecidas durante las últimas décadas, cuya información se tenía de colectas previas a esta tesis y que se pudieron corroborar durante los viajes de campaña correspondientes a la misma (Tabla 16). Durante los viajes de colecta, el 90% de las localidades con citas previas mantenían a las poblaciones viables en la actualidad, por lo que no se estima o infiere una reducción poblacional considerable de estas especies. Además se ha podido observar gran cantidad de especímenes de las dos especies estudiadas, sobre todo al costado de rutas y áreas disturbadas en las provincias de Salta y Jujuy principalmente, lo que habla de la capacidad de adaptación o de crecimiento en áreas antropizadas de estas especies.

No se ha documentado una gran reducción del hábitat y su calidad que pudieran afectar significativamente a las poblaciones de ambas especies. En su estudio sobre la caracterización altitudinal, uso y conservación de las Yungas Subtropicales de Argentina, Blundo et al. (2012) muestran que las especies de *Kaunia* en cuestión (sobre todo *K. lasiophthalma*) cobran una mayor importancia por arriba de los 1600 m s.m. (bosque montano), aunque se superponen con pisos inferiores. Si bien las Yungas Subtropicales en Argentina tienen una larga historia de deforestación iniciada a fines del siglo XIX, las áreas transformadas se ubican mayoritariamente (90%) en tierras planas por debajo del 5 % de pendiente, correspondientes en su mayoría a selva pedemontana (Blundo et al., 2012), por lo que las especies de *Kaunia* se encuentran en un piso altitudinal con menor impacto de transformación antrópica. El bosque montano inferior (500-1700 m s.m., donde se encuentra fácilmente a las dos especies de *Kaunia* estudiadas), puede considerarse como bosque maduro, en el sentido que no refleja claramente el efecto de disturbios antrópicos recientes a gran escala como si puede evidenciarse en la selva pedemontana (Grau, 2009). Este tipo de bosque es el ecosistema más representado en áreas protegidas en el Noroeste Argentino (Brown, 1995). Como se describió en la introducción, *K. saltensis* y *K. lasiophthalma* se encuentran bien representadas por lo menos en lo que concierne a las Áreas Protegidas de Argentina. Por otro lado, el bosque montano superior (1600-1800 m s.m. y 2500-2700 m s.m.), presenta más actividad humana que los bosques de menor altitud, tanto en

centros poblados como en puestos dispersos, y tanto en el presente como en tiempos históricos (Otonello y Fumagalli, 1995; Bolsi, 1997).

Tabla 16. Poblaciones cuya existencia se constató durante los viajes de colecta realizados en el marco de ésta tesis.

Especie	Localidad	Colectas previas (años)	Última colecta (año)
<i>K. saltensis</i>	Jujuy / Cerro Zapla	1980	2013
<i>K. saltensis</i>	Jujuy / Termas de Reyes	1940-1944-1945-1996-1971-2007	2013
<i>K. saltensis</i>	Salta / La Caldera	1949-1952	2013
<i>K. saltensis</i>	Salta / Rosario de Lerma	1929-1937-1941-1942-1958- 1960-1971-1977-1986-2002	2013
<i>K. saltensis</i>	Bolivia / Florida	1990	2015
<i>K. saltensis</i>	Bolivia / Camino Samaipata- Cochabamba	1978	2015
<i>K. lasiophthalma</i>	Tucumán / Tafí del Valle	1905-1924	2013
<i>K. lasiophthalma</i>	Salta / La Caldera	1980	2013
<i>K. lasiophthalma</i>	Jujuy / Termas de Reyes	1928-1947-1963-1998	2013

Este ecosistema se encuentra poco representado en las áreas protegidas (Grau, 2009), por lo que podría enfocarse en el mismo para implementar mayores esfuerzo en la conservación de las especies que se encuentran en estas franjas altitudinales. Para tomar un valor de referencia, hasta el año 2012 de la superficie original de Yungas subtropicales, el 31% ha sido transformado, 24 % esta protegido de algún modo y 45% permanece como bosque potencialmente sujeto a algún uso (Malizia et al., 2012). Incluso si estimáramos que el 31% de transformación hubiera afectado completamente a las poblaciones de *Kaunia*, nos encontraríamos en el nivel mínimo como para considerarlas Vulnerables.

Por otro lado, no se han detectado evidencias de que las poblaciones sufrieran algún tipo de nivel de explotación real o potencial. Se conoce que su madera suele utilizarse como combustible, pero parece ser del mala calidad (Novara, 2009). Además, en un estudio sobre la importancia cultural y el conocimiento sobre las especies leñosas con potencial uso agroforestal en una comunidad rural de los Andes Bolivianos, *K. saltensis* mostró ser de una utilidad media y un uso activo bajo (Brandt et al., 2013).

No se han observado (ni se ha explicitado en la literatura ni en las observaciones de otros colectores) efectos de taxones introducidos, hibridación, patógenos, contaminantes ni parásitos, que pudieran poner en peligro la existencia de las poblaciones de alguna de las especies de *Kaunia* en estudio.

Por todo lo expuesto anteriormente, se considera en esta tesis a ambas especies como de “menor preocupación” bajo la evidencia correspondiente al criterio A. Además, debido a resultados preliminares obtenidos para estudios cromosómicos (in prep.), y tomando estos datos como evidencia indirecta de viabilidad de las poblaciones, se conoce que la población de *K. saltensis* que habita en Yacones (La Caldera, Salta, Argentina), presenta una meiosis regular, con un porcentaje de tetradas regulares y de viabilidad del 100%. Además, se obtuvo un porcentaje de fertilidad del polen del 97,37% (sobre 1000 granos de polen contados). Por esto se podría inferir que, por lo menos para ésta especie, la reproducción ocurre normalmente.

En cuanto al criterio B “Distribución geográfica representada como extensión de presencia y/o área de ocupación”, los resultados obtenidos respecto al área de extensión de presencia de ambas especies supera el mínimo para ser consideradas como Vulnerables ($<20.000 \text{ km}^2$). Para *K. saltensis*, la extensión de presencia obtenida fue de un valor de 148.241 km^2 y para *K. lasiophthalma* aún mayor, 522.368 km^2 (Fig. 67 y Fig. 68). Además, se conocen poblaciones de ambas especies en más de 10 localidades respectivamente, por lo cual tampoco aplica este criterio para incluirlas en una categoría de peligro.

Como se mencionó anteriormente, la especie *K. saltensis* se encuentra dentro de la categoría 4 (plantas restringidas) según el proyecto de Plantas Endémicas de la Argentina (www.lista-planear.org). Éste proyecto asigna categorías del 1 al 5 a los taxones, siendo la categoría 1 la de “menor preocupación” (Plantas muy abundantes en los lugares de origen y con amplia distribución geográfica en más de una de las grandes unidades fitogeográficas del país) y la categoría 5 la de “mayor preocupación” (Plantas de distribución restringida, con poblaciones escasas o sobre las que se presume que puedan actuar uno o más factores de amenaza [destrucción de hábitat, sobreexplotación, invasiones biológicas, etc.]). La categoría 4, asignada a *K. saltensis* corresponde a plantas restringidas a una sola provincia política, o con áreas reducidas compartidas por dos o más provincias políticas contiguas. Como se puede observar, la categorización de un taxón bajo este esquema depende principalmente de su distribución geográfica interpretada principalmente por provincias políticas. Se aclara que el criterio de los

expertos consultados en cuanto al estado y evolución demográficas de las poblaciones, presión de uso, destrucción de hábitat y otros factores de amenaza al momento de asignar una categoría es subjetivo y probablemente sea esta la razón por la cual difieren los resultados obtenidos entre el esquema de la lista Planear y de la UICN.

Si bien, se propone asignar en esta tesis de forma preliminar una categoría de preocupación menor para *K. lasiophthalma* y *K. saltensis* bajo los criterios establecidos por la UICN, toda nueva información sobre la ecología y estado de las poblaciones que sea aportada en el futuro contribuirá a un mayor conocimiento del estado de conservación de estas especies.

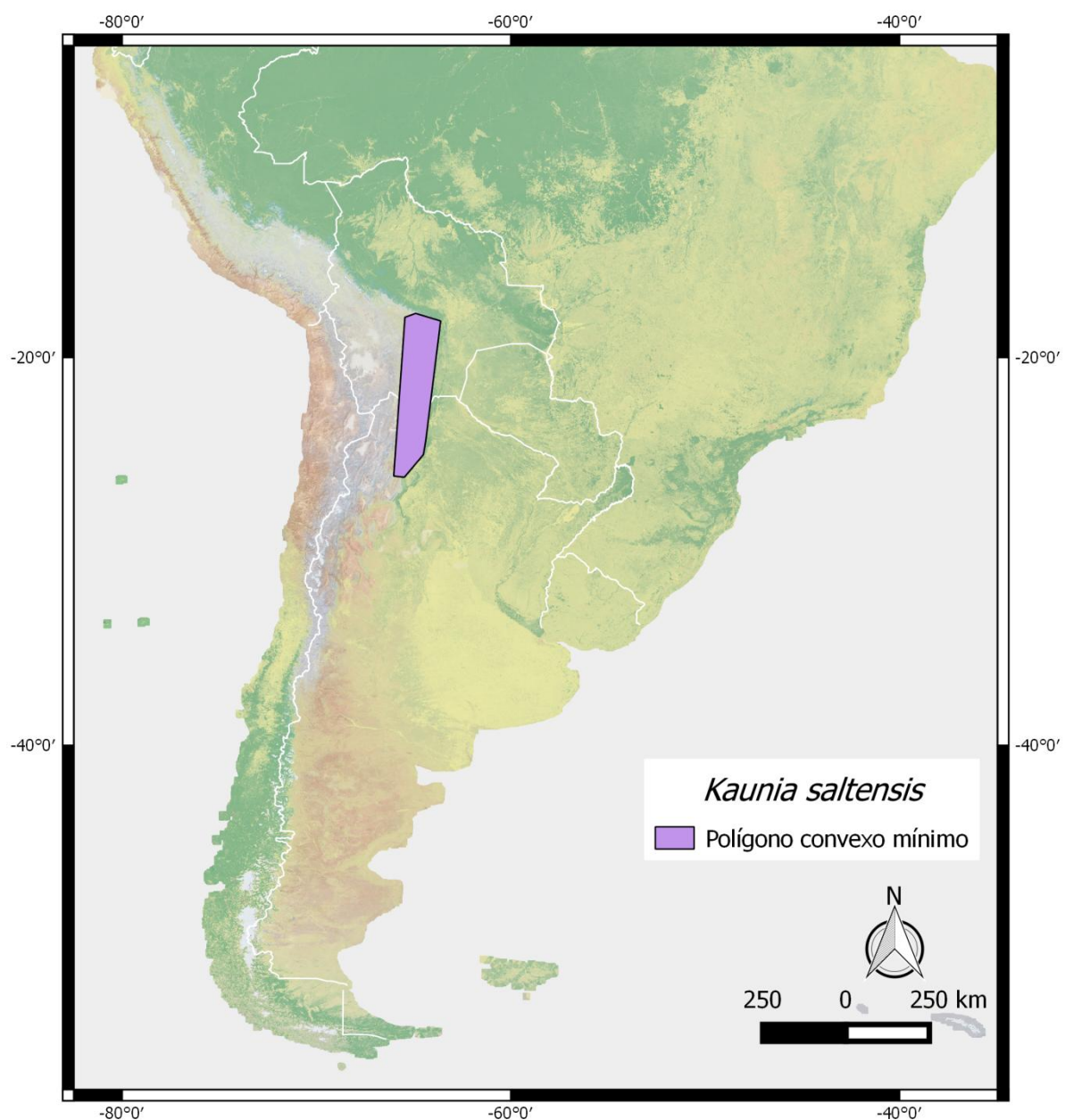


Figura 67. Extensión de presencia medida como el polígono convexo mínimo formado por la unión de todos los puntos de colecta conocidos de *Kaunia saltensis*.

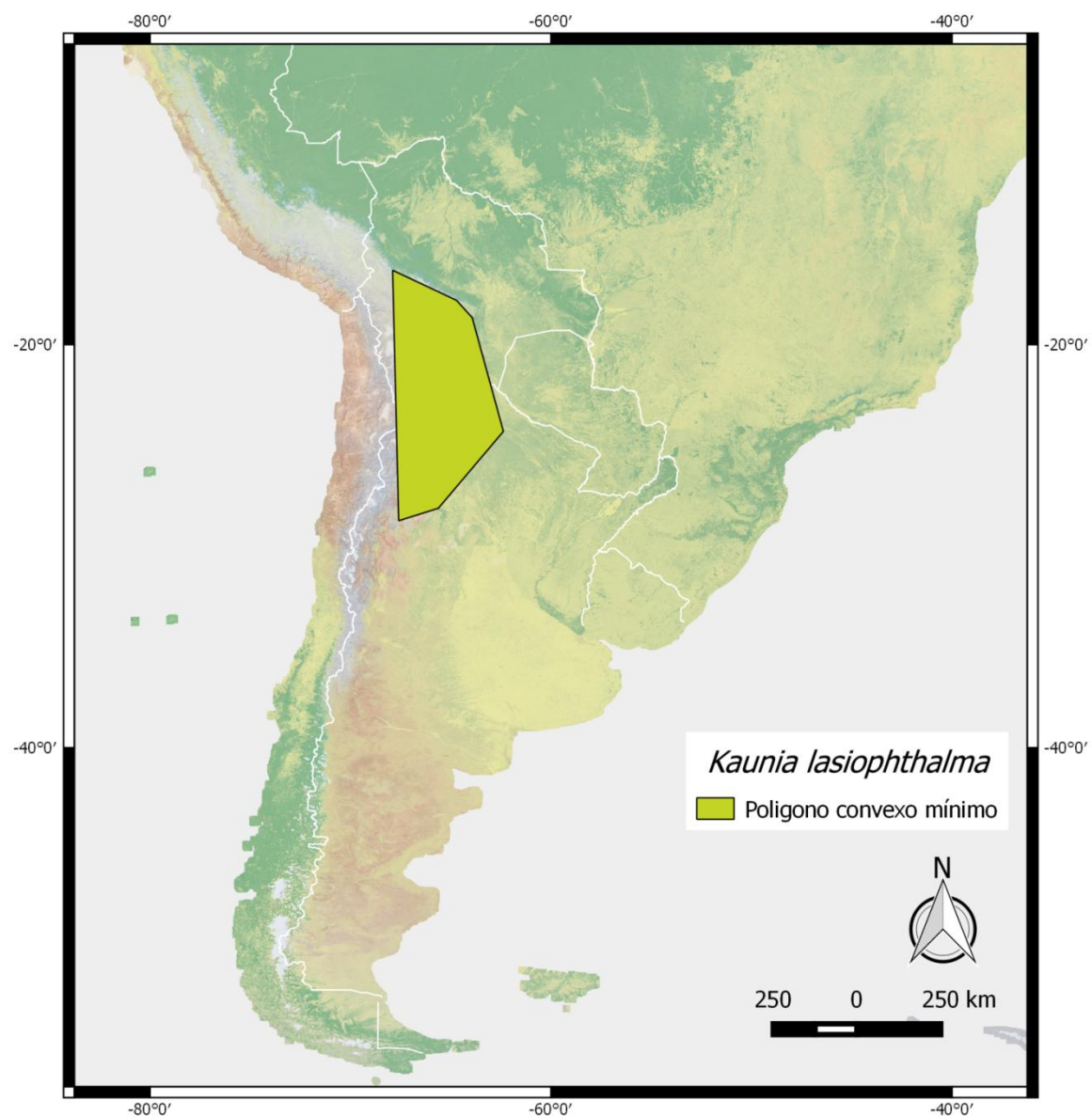


Figura 68. Extensión de presencia medida como el polígono convexo mínimo formado por la unión de todos los puntos de colecta conocidos de *Kaunia lasiophthalma*.

XIII. CONCLUSIONES

1. En base a los resultados obtenidos en este trabajo de tesis en cada una de los enfoques abordados, análisis multivariado, estudios morfológicos y anatómicos, análisis filogenético y biogeográfico se presenta la taxonomía de *Kaunia*, que de acuerdo a la suma de esta evidencia obtenida hasta el momento está constituido por 11 especies: *K. camataquiensis*, *K. endyta*, *K. eucosmoides*, *K. gynoxymorpha*, *K. hosanensis*, *K. ignorata*, *K. lasiophthalma*, *K. longipetiolata*, *K. pachanoi*, *K. rufescens* y *K. saltensis*.

2. La morfología de la mayoría de las estructuras de *Kaunia* se corresponde con la morfología general de la tribu Eupatoriae. Solo algunos caracteres particulares, como los tricomas glandulares en los estilos, detectado en este trabajo de tesis por primera vez, o el grueso anillo en la base del papus de algunas especies, son peculiares dentro de la tribu. Dentro de las estructuras estudiadas, la presencia de pelos glandulares del estilo resultó de valor diagnóstico para identificar especies de *Kaunia*. Las 11 especies presentan poca variabilidad morfológica, sobre todo en las estructuras reproductivas, lo que a veces dificulta su diferenciación.

3. El análisis morfométrico aquí realizado muestra una clara identificación de *Kaunia saltensis*, aunque la discriminación de las otras cinco especie resultó menos contundente. La mayoría de los caracteres florales mostraron que las especies de este complejo en *Kaunia* no pueden ser delimitadas con el uso de caracteres reproductivos solamente. En cambio, los caracteres vegetativos demostraron ser más confiables para la discriminación de las especies.

4. Como resultado del análisis morfométrico, se puede observar un considerable solapamiento entre *K. arbuscularis* y *K. uber*, así como entre *K. arbuscularis* y *K. longipetiolata*. Teniendo en cuenta éstos resultados más los estadísticos del análisis discriminante, se confirma la sinonimia de estas tres especies propuesta por H. Robinson (2007).

5. Los marcadores moleculares explorados en las especies morfológicamente similares mostraron un porcentaje muy bajo o casi nulo de divergencia entre las secuencias de los especímenes estudiados. Estos resultados mostraron valores de divergencia entre secuencias menores a los reportados para otras Asteraceae.

6. El contenido de ADN fue medido en *Kaunia* por primera vez en este trabajo de tesis. La estimación del valor 2C en *K. saltensis* se encuentra dentro del rango medido

para otras Eupatorieae. El valor 2C obtenido para *Kaunia saltensis* representa el doble del valor conocido para otras Oxylobinae.

7. Estudios histoquímicos específicos y de autofluorescencia llevados a cabo en esta tesis han detectado la presencia de lactonas sesquiterpénicas en tricomas del estilo de *Kaunia*. La presencia de estos tricomas glandulares en fase secretora observados en estadios florales muy tempranos de *Kaunia* (aún con las corolas cerradas), junto a la presencia de lactonas sesquiterpénicas encontradas en estas glándulas, sugieren un rol de protección en los estilos en desarrollo de las flores inmaduras.

8. En cuanto al análisis del estado de conservación de las especies argentinas de *Kaunia*, en base a la evidencia obtenida de forma directa e indirecta sobre el estado general de las poblaciones de dos de las mismas, se asigna, en forma preliminar, la categoría “Menor preocupación” (LC).

9. Como resultados del análisis cladístico, se confirman las relaciones estrechas entre *Kaunia* y *Jaramilloa*, y ambos géneros constituyen, según este estudio, un grupo derivado dentro de la subtribu Oxylobinae, a diferencia de lo sugerido por otros autores.

10. El género *Kaunia* se obtuvo como parafilético en el análisis filogenético. La especie representante del género *Jaramilloa* se obtuvo anidada dentro de *Kaunia*. En el presente trabajo se considera que la circunscripción de *Kaunia* incluyendo a *Jaramilloa* requiere de un estudio más profundo que involucre a la segunda especie de este último género, así como también un nuevo análisis filogenético basado en datos moleculares.

11. Dentro del clado que incluye a las especies de *Kaunia*, *K. pachanoi* resultó ser la más basal del grupo.

12. En los dos árboles más cortos obtenidos en el análisis se confirma la sinonimia propuesta por otros autores de *K. longipetiolata*, *K. uber* y *K. arbuscularis*, que se obtuvieron en un clado separado conformando un tricotomía.

13. En el marco del estudio biogeográfico ecológico aquí realizado, bajo una mirada global, los resultados muestran que las especies morfológicamente similares *K. lasiophthalma*, *K. longipetiolata*, *K. rufescens*, *K. saltensis*, presentan distribuciones potenciales significativamente diferentes, aunque se obtuvieron algunas similitudes en término de espacio climático.

14. Tres variables (la temperatura media anual junto con la temperatura mínima del mes más frío y la precipitación del cuarto más caluroso) fueron las que más influenciaron las distribuciones de las especies de *Kaunia*. La importancia de la

temperatura mínima del mes más frío en el caso de *K. longipetiolata* podría ser explicada como un control climático en la distribución relacionada a la elevación.

15. La diferenciación del nicho y del espacio climático de *Kaunia rufescens* podría atribuirse a la capacidad de esta especie de vivir en ambientes diferentes a los de los Andes.

16. *Kaunia lasiophthalma* y *K. saltensis* presentaron los espacios climáticos mas similares.

17. En el marco del estudio biogeográfico histórico, el área ancestral determinada para el grupo formado por *Kaunia* + *Jaramilloa* se encuentra conformada por los Andes Centrales y los Andes del Norte.

18. El primer evento vicariante que ocurre en el grupo es la divergencia de *K. pachanoi*, diferenciada en los Andes del Norte. Por otro lado, dentro de los Andes Centrales, se obtuvieron varios eventos de duplicación, que condujeron a la diversificación de *Kaunia* en dicha área. Un evento de dispersión hacia el Bosque Atlántico habría dado origen a la especie *K. rufescens*. En las especies más derivadas del grupo, se evidenció una posterior dispersión a los Andes del Norte.

19. En cuanto a *Kaunia saltensis* y *Kaunia lasiophthalma* (especies que conviven muy solapadas), en el marco de las sutiles diferencias morfológicas, moleculares y de espacio climático entre ambas especies, podría sugerirse un escenario de especiación controlado por aislamiento ecológico, reflejado actualmente en diferentes períodos de floración. Adicionalmente, se podría considerar un posible contexto de especiación parapátrica. Probablemente, los polinizadores también han sido afectados por las oscilaciones climáticas del Cuaternario, pudiendo estar involucrados en los procesos de diversificación de estas dos especies con diferentes periodos de floración.

20. Teniendo en cuenta la nueva información ambiental, histórica, morfológica y molecular obtenida en esta tesis, un posible escenario para explicar la coexistencia de las especies de *Kaunia* en ciertas áreas en los bosques montanos Andinos (donde la diversidad de este grupo es mayor), podría involucrar un proceso de especiación reciente de los ancestros de *Kaunia* en el contexto de cambios climáticos durante el Plioceno-Cuaternario y el final de la orogenia Andina.

21. A la luz de los resultados obtenidos en este estudio, un posible escenario global en cuanto a la influencia de los Andes en la historia biogeográfica de este grupo podría considerar: 1. A las montañas como corredores de migración para algunas especies (especialmente *K. longipetiolata*) a lo largo de un gradiente latitudinal,

probablemente datada luego de el último ascenso de los Andes. 2. A las montañas como un esquema para la expansión y contracción de biota a lo largo de un gradiente de elevación como respuesta a períodos de calentamiento y enfriamiento alternados, que ocurrieron probablemente durante el Cuaternario o Plioceno tardío del Terciario.

XIV. BIBLIOGRAFÍA

- Aagesen, L., Bena, M. J., Nombedeu, S., Panizza, A., López, R. P. y Zuloaga, F. O.** (2012) Areas of endemism in the southern central andes. *Darwiniana* 50 (2): 218-251.
- Anderberg, A. A., Baldwin, B. G., Bayer, R. G., Breitwieser, J., Jeffrey, C., Dillon, M. O., Eldenäs, P., et al.** (2007) Compositae. Pp 61-588, en: J. W Kadereit, C. Jeffrey (eds). *The Families and genera of Vascular Plants*. Vol. VIII. Springer, Verlag, Berlin.
- Andreucci, A. C., Ciccarelli, D., Desideri, I., Pagni, A. M.** (2008) Glandular hairs and secretory ducts of *Matricaria chamomilla* (Asteraceae): morphology and histochemistry. *Annales Botanici Fennici* 45: 11-18.
- Aniszewski, T.** (2007) *Alkaloids, Secrets of Life*. Amsterdam, Elsevier. 334 pp.
- Antezana C. y Navarro, G.** (2002) Contribución al análisis biogeográfico y catálogo preliminar de la flora de los valles secos interandinos del centro de Bolivia. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental* 12: 3-38.
- Araujo, M.B., Ferri-Yañez, F., Bozinovic, F., Marquet, P.A., Valladares, F. y Chown, S.** (2013) Heat freezes niche evolution. *Ecology letters*, 16, 1206-1219.
- Ariza Espinar, L.** (1994). Familia Asteraceae: Tribu Eupatorieae. *Pródromo de la flora fanerogámica de Argentina Central*, 1: 16-65.
- Avise, J. C.** (2004) *Molecular markers, natural history and evolution*. Second edition, Sunderland, Sinauer Associates Inc. publishers, 684p.
- Bai, C., Alverson, W. S., Follansbee, A., Waller, D. M.** (2012) New reports of nuclear DNA content for 407 vascular plant taxa from the United States. *Annals of Botany* 110: 1623-1629.
- Baldwin, B.G. y Markos, S.** (1998). Phylogenetic Utility of the External Transcribed Spacer (ETS) of 18S-26S rDNA: Congruence of ETS and ITS Trees of *Calycadenia* (Compositae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 10: 449-463.
- Bayer, R.J., Greber, D.G. y Bagnall N.H.** (2002). Phylogeny of Australian Gnaphalieae (Asteraceae) based on Chloroplast and Nuclear Sequences, the *trnL* Intron, *trnL/trnF* Intergenic Spacer, *matk*, and ETS. *Systematic Botany*, 27: 801-814.

- Barreda, V. D., Palazzesi, L., Katinas, L., Crisci, J. V., Tellería, M. C., Bremer, K., Passala, M. G., Bechis, F., Corsolini, R.** (2012). An extinct Eocene taxon of the daisy family (Asteraceae): evolutionary, ecological and biogeographical implications. *Annals of Botany* 109: 127-134.
- Beltrán, H., Granda, A., Abundio Sagástegui, B. L., Sánchez, I. y Zapata, M.** (2006) Asteraceae endémicas del Perú. En: El libro rojo de las plantas endémicas del Perú, Blanca León et al (eds), *Revista peruana de biología* Número especial 13 (2): 64-164.
- Bennett, M. D. y Leitch, I. J.** (2012) *Angiosperm DNA C-values database* (release 8.0, December 2012) <<http://www.kew.org/cvalues/>> ultimo acceso 20 Agosto de 2016.
- Blundo, C., Malizia, L. R., Blake, J. G. y Brown, A. D.** (2012). Tree species distribution in Andean forests: influence of regional and local factors. *Journal of Tropical Ecology*, 28: 83-95.
- Bohlmann, F., Kramp, W., Gupta, R. K., King, R. M. & Robinson, H.** (1981) Four guaianolides and other constituents from three *Kaunia* species. *Phytochemistry*, 10 (20): 2375-2378.
- Bohm, B. A. y Stuessy, T. F.** (2001) *Flavonoids of the Sunflower Family (Asteraceae)*. Vienna, Springer. 831 pp.
- Bonifacino, J. M. y Funk, V. A.** (2012). Phylogenetics of the *Chiliotricum* group (Compositae, Astereae): the story of the fascinating radiation in the paleate Astereae genera from southern South America. *Taxon*, 61: 180-196.
- Brako, L. y Zarucchi, J. L.** (1993) *Catalogue of the Flowering Plants and Gymnosperms of Peru*. St. Louis, Missouri: Missouri Botanical Garden. Pp 1286.
- Brandt, R., Mathez-Stiefel, S., Lachmuth, S., Hensen, I. y Rist, S.** (2013) Knowledge and valuation of Andean agroforestry species: the role of sex, and migration among members of a rural community in Bolivia. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine* 9: 83.
- Bremer, K.** (1994) *Asteraceae: Cladistics and Classification*. Timber Press, Portland, Oregon.
- Broennimann, O., Fitzpatrick, M. C., Pearman, P. B., Petitpierre, B., Pellissier, L., Yoccoz, N. G., Thuiller, W., Fortin, M. J., Randin, C., Zimmermann, N. E., Graham, C. H. y Guisan, A.** (2012). Measuring ecological niche overlap from

occurrence and spatial environmental data. *Global Ecology and Biogeography*, 21: 481-497.

- Brown, A. D.** (1995) Las selvas de montaña del noreste de Argentina: problemas ambientales e importancia de su conservación. Pags 9-18 en: A.D. Brown y H. R. Grau (eds.) *Investigación, Conservación y Desarrollo en Selvas Subtropicales de Montaña*. LIEY-Universidad Nacional de Tucumán. Tucumán, Argentina.
- Brown, A. y Malizia, L.** (2007) Lista comentada de los árboles de las Yungas de Argentina. Pp. 51- 99 en: A.D. Brown, M.G. Montan, B.N. Ventura, N.I. Hilgert & L.R. Malizia (eds.). *Finca San Andrés. Un espacio de cambios ambientales y sociales en el Alto Bermejo*. Tucumán: Ediciones del Subtrópico. Fundación Pro Yungas.
- Brown, J.L.** (2014) SDMtoolbox: a python-based GIS toolkit for landscape genetic, biogeographic and species distribution model analyses. *Models in Ecology and Evolution*, 5: 694-700.
- Cabrera, A. L. y Vittet, N.** (1954) Catalogo de las Eupatorieas Argentinas (Compositae), *Revista del Museo de la Universidad Eva Perón (Nueva Serie)* 8: 179-263.
- Cabrera, A. L. y Vittet, N.** (1961) Compositae Catharinenses. II. Eupatorieae. *Sellowia*, 13:143-193.
- Cabrera, A. L.** (1978). *Eupatorium*. Pp. 106-155 en: A.L. Cabrera (ed.), *Flora de la Provincia de Jujuy. República Argentina*. Compositae– Colección Científica del INTA Buenos Aires: Colección Científica, Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria.
- Cabrera, A. L. y Klein, R. M.** (1989). Compositas. 4. Tribo: Eupatorieae. *Flora Ilustrada Catarinense*, 1: 413-760.
- Cabrera, A. L.** (1996) Compositae III, Asteroideae, Eupatorieae. En: Flora del Paraguay, vol. 25. Missouri Botanical Garden and Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève, Genova.
- Cabrera, A. L., Freire, S. E.** (1997) Asteraceae, parte 8. Tribu II: Eupatorieae. En: Flora Fanerogámica Argentina. Fascículo 47. Proflora. CONICET.
- Cardoso Pacheco Evaldt, A., Girardi Bauermann, S. y Castelo Branco Fuchs, S.** (2009) Grãos de pólen e esporos do Vale do Rio Caí, nordeste do Rio Grande do Sul, Brasil: descrições morfológicas e implicações paleoecológicas. *Gaea – Journal of Geoscience*, 2 (5): 86-106.

- Carpenter, K. J.** (1999) Comparative morphology of disk floret trichomes of *Encelia* (Asteraceae: Heliantheae). Tesis doctoral. Polytechnic University, Pomona, California.
- Cassini, A. H. G.** (1819) XIX Tribu Les Eupatoriées (Eupatorieae). *Journal de Physique, de Chimie, d'Histoire Naturelle et des Arts*, 88: 202-203.
- Chadwick, M., Trewin, H., Gawthrop, F. y Wagstaff, C.** (2013) Sesquiterpenoids Lactones: Benefits to Plants and People. *International Journal of Molecular Sciences* 14: 12780-12805.
- Ciccarelli D., Garbari, F., Pagni, A. M.** (2007) Glandular hairs on the ovary: a helpful character for Asteroideae (Asteraceae) taxonomy? *Annales Botanici Fennici* 44:1-7.
- Cook, R. E., Semple, J. C. y Baum, B. R.** (2009) A multivariate morphometric analysis of *Solidago* subsect. *Glomeruliflorae* (Asteraceae: Astereae), *Botany* 87: 97-111.
- Contreras, L., Pross, J., Bijl, P. K., Koutsodendris, A., Raine, J. I., van de Schootbrugge, B., Brinkhuis, H.** (2013) Early to middle Eocene vegetation dynamics at the Wilkes Land margin (Antarctica). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 197:119-142.
- Crisci, J. V., Katinas, L. & Posadas, P.** (2000) *Introducción a la teoría y práctica de la biogeografía histórica*. Sociedad Argentina de Botánica (ed.). Buenos Aires. Argentina.
- Crisci, J. V., Katinas, L. & Posadas, P.** (2003) *Historical Biogeography: an introduction*. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts. London, England.
- Cuatrecasas, J.** (1979) *Tropical Botany*. Larsen K. y Holm-Nielsen L.B. (eds.) Academic Press, London.
- De Candolle, A.P.** (1836). Compositae, Part I. *Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis*, 5: 168.
- Del Vitto, L. A. y Petenatti, E. M.** (2009) Asteráceas de importancia económica y ambiental. Primera Parte. Sinopsis morfológica y taxonómica, importancia ecológica y plantas de interés industrial. *Multequina*, 18: 87-115.
- Dillon, M. O., Sagástegui Alva, A., Sánchez Vega, I., Llatas Quiroz, S. y Hensold, N.** (1995) Floristic inventory and biogeographic analysis of montane forests in northern Peru. Pp. 251-270 en: S. P. Churchill, H. Balslev, E. Forero y J. L.

Luteyn (eds.), *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests*.
Bronx: The New York Botanical Garden Press.

- Donato, M.** (2011) A new species of the genus *Mesosmittia* Brundin, 1956 (Diptera: Chironomidae) from the Neotropics with a cladistic analysis of the genus using quantitative characters. *Zootaxa* 2836: 51–61.
- Donoghue, M. J.** (2008) A phylogenetic perspective on the distribution of plant diversity. Coloquio. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105: 11549-11555
- Duke, S. O.** (1991) Plant terpenoids as pesticides. Pp 269-296 en: R. F. Keller, A. T. Tu (eds.) *Handbook of natural toxins. Vol 6. Toxicology of plant and fungal compounds*. Dekker, New York.
- Duke, S. O.** (1994) Commentary glandular trichomes. A focal point of chemical and structural interactions. *International Journal of Plant Sciences*, 155: 617-620.
- Elger A., Lemoine, D. G., Fenner, M. y Hanley, M. E.** (2009) Plant ontogeny and chemical defence: older seedlings are better defended. *Oikos* 118: 767-773.
- Esau, K.** (1972) *Anatomía vegetal*. Ed. Omega, S.A. Barcelona.
- Engler, A.** (1908) Botanische Jahrbücher für Systematik, *Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 40: 379. 1908.
- Erbar, C. y Leins, P.** (2015) Cuticular patterns on stylar hairs in Asteraceae: a new micromorphological feature. *International Journal of Plant Sciences*, 176(3): 269-284.
- Fahn, A.** (1988) Secretory tissues in vascular plants. *New Phytologist*, 108: 229-257.
- Farris, J. S.** (1970) Methods for computing Wagner trees. *Systematic Zoology*, 19: 83-92.
- Farris, J. S.** (1989) The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistics* 5: 417-419.
- Farris, J. S.** (1990) Phenetics in camouflage. *Cladistics*, 6: 91-100.
- Ferreira, J. F. S., Janick, J.** (1995) Floral Morphology of *Artemisia annua* with Special Reference to Trichomes. *International Journal of Plant Sciences*, 156: 807-815.
- Foster, R. C.** (1958) A catalogue of the ferns and flowering plants of Bolivia. *Contributions of the Gray Herbarium*, 184: 1-223.

- Freire, S. E. y Ariza Espinar, L.** (2014) *Kaunia*. Pp. 363-365 en Antón, A. y Zuloaga, F. (eds.) *Flora Argentina*. Vol. 8 (1). Estudio Sigma S.R.L., Ciudad de Buenos Aires.
- Funk, V. A., Robinson, H., McKee, G. S. y Pruski, J. F.** (1995) Neotropical montane Compositae with an emphasis on the Andes. Pp. 451-471) en: S.P. Churchill, H. Balslev, E. Forero y J.L. Luteyn (eds.), *Biodiversity and conservation of neotropical montane forest*, New York: New York Botanical Garden.
- Garnatje, T., Vallès, J., Garcia, S., Hidalgo, O., Sanz, M., Canela, M. A., Siljak-Yakovlev, S.** (2004) Genome size in *Echinopsis* L. and related genera (Asteraceae, Cardueae): karyological, ecological and phylogenetic implications. *Biology of the Cell*, 96: 117-124.
- Garnatje, T.** (2010) GSAD: *A genome size database in the Asteraceae* (release 1.0, July 2010) <<http://www.asteraceagenomesize.com>> último acceso, 15 Agosto de 2016.
- Garzione, C. N., Hoke, G. D., Libarkin, J. C., Withers, S., MacFadden, B., Eiler, J., et al.** (2008). Rise of the Andes. *Science*, 320: 1304-1307.
- Geissman, T. A., Griffin, T. S.** (1971) Sesquiterpene lactones: acid-catalysed color reaction as an aid in structure determination. *Phytochem*, 10: 2475-2485.
- Gentry, A.** (1982) Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny? *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69: 557-593.
- Gentry, A.G.** (1992) Diversity and floristic composition of Andean forests of Peru and adjacent countries: implications for their conservation. *Memorias del Museo de Historia Natural*, 21: 11-29.
- Givnish, T. J., Barfuss, M. H. J., Ee, B. V., Riina, R., Schulte, K., Horres, R., et al.** (2014). Adaptive radiation, correlated and contingent evolution, and net species diversification in Bromeliaceae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 71: 55-78.
- Givnish, T. J., Barfuss, M. H. J., van Ee, B., Riina, R., Schulte, K., Horres, R., et al.** (2011). Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography in Bromeliaceae: insights from an eight-locus plastid phylogeny. *American Journal of Botany*, 98: 872-895.

- Goloboff, P. A., Mattoni, C. y Quinteros, A. S.** (2006) Continuous characters analyzed as such. *Cladistics*, 22: 589-601.
- Goloboff, P. A.** (1993) Character optimization and calculation of tree lengths. *Cladistics*, 9: 433-436.
- Goloboff, P. A. y Catalano, S.** (2016) TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics, *Cladistics*, 32: 221-238.
- Göpfert, J. C., Heil, N., Spring, O. y Conrad, J.** (2005) Cytological development and sesquiterpene lactone secretion in capitate glandular trichomes of sunflower. *Plant Biology*, 7: 148-155.
- Göpfert, J. C., MacNevin, G., Ro, D. K. y Spring, O.** (2009) Identification, functional characterization and developmental regulation of sesquiterpene synthases from sunflower capitate glandular trichomes. *BMC Plant Biology*, 9: 86-103.
- Guisan, A. y Zimmermann, N. E.** (2000) Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135: 147-186.
- Guisan, A. y Thuiller, W.** (2005). Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8: 993-1009.
- Grashoff, J. L. y Beaman, J. H.** (1970) Studies in *Eupatorium* (Compositae), III. Apparent wing pollination. *Brittonia* 24: 379-394.
- Grau, H. R.** (2005) Dinámica de bosques en el gradiente altitudinal de las Yungas Argentinas. Pp. 1-30, en: Arturi M.F., Frangi, J.L. y Goya J.F (eds), *Ecología y Manejo de los Bosques en Argentina*. Laboratorio de Investigación de Sistemas Ecológicos y Ambientales Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata.
- Greenberg, J. A., Santos, M. J., Dobrowski, S. Z., Vanderbilt, V. C. y Ustin, S. L.** (2015) Quantifying Environmental Limiting Factors on Tree Cover Using Geospatial Data. *PLoS ONE*, 10: e0114648.
- Gregory-Wodzicki, K. M.** (2000) Uplift history of the Central and northern Andes: a review. *Geological Society of America Bulletin*, 112: 1091-1105.
- Grisebach, A.** (1874) Plantae Lorentzianae. *Abhandlungen der Königlichen Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen (Physikalische Classe)*, 19: 49-279.
- Handley, R., Ekbom, B. y Agren, J.** (2005) Variation in trichome density and resistance against a specialist insect herbivore in natural populations of *Arabidopsis thaliana*. *Ecological Entomology*, 30: 284-292.

- Hammer, O., Harper, D.A.T. & Ryan, P.D.** (2001) PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 1-9 (http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm).
- Harborne, J.B.** (1977) *Flavonoid profiles in the Compositae* en: Heywood, Harborne & Turner (eds.), *The Biology and Chemistry of the Compositae*, 1: 359-84. London, Academic Press.
- Harris, J. G. y Harris, M. W.** (1994) *Plant identification terminology and illustrated glossary*. Spring Lake Publishing, Utha.
- Hegnauer, R.** (1964) *Chemotaxonomie der Pflanzen, 3, Dicotyledoneae, Part I* (Chemical Series, 18). Stuttgart, Birkhauser. 743 pp.
- Hernández, M. P., Katinas, L. y Arambarri, A. M.** (2015) Taxonomic value of histochemical features of the style in early lineages of Asteraceae. *Acta Botanica Brasílica*, 29: 575-585.
- Hershkovitz, M. A.** (2006). Ribosomal and chloroplast DNA evidence for diversification of western American Portulacaceae in the Andean region. *Gayana Botanica*, 63: 13-74.
- Herz, W.** (2003) Chemistry of Oxylobiinae. *Biochemical Systematics and Ecology*, 31: 963-993.
- Hieronymus, G. H. E.** (1897) Erster Beitrag zur Kenntnis der Siphonogamenflora der Argentina und der angrenzenden Länder, besonders von Uruguay, Paraguay, Brasilien und Bolivien. Fam. Compositae. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie*, 22: 673-798.
- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G. y Jarvis, A.** (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25: 1965-1978.
- Hind, D.J.N.** (2011). *An annotated preliminary checklist of the Compositae of Bolivia (version 2)*. Disponible en: <http://kew.org/science/tropamerica/boliviacompositae>.
- Hoorn, C., Mosbrugger, V., Mulch, A., y Antonelli, A.** (2013) Biodiversity from mountain building. *Nature Geoscience*, 6: 154.
- Hunziker, A.T.** (1960) Catálogo de los tipos “Grisebachianos” conservados en Córdoba. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias (Córdoba)*, 41: 283-421.
- Hunziker, J. H., Escobar, A., Xifreda, C. C. y Gamero, J.C.** (1990) Estudios cariológicos en Compositae. VI. *Darwiniana*, 30: 115-121.

- Hurtado Ulloa, R. y Moraes R. M.** (2010) Comparación del uso de plantas por dos comunidades campesinas del bosque tucumano - boliviano de Vallegrande (Santa Cruz, Bolivia). *Ecología en Bolivia* 45 (1): 20-54.
- Ito, M., Yahara, T., King, R. M., Watanabe, K., Oshita, S., Yokoyama, J. y Crawford, D. J.** (2000) Molecular Phylogeny of Eupatorieae (Asteraceae) Estimated from cpDNARFLP and its Implication for the Polyploid Origin Hypothesis of the Tribe. *Journal of Plant Research*, 113: 91-96.
- Jetz, W., Wilcove, D. S. y Dobson, A. P.** (2007) Projected impacts of climate and land-use change on the global diversity of birds. *Plos Biology*, 5: e157.
- Jørgensen, P. M., Nee, M. y Beck, S. G.** (2010) *Catálogo de las plantas vasculares de Bolivia*. Retrieved from: <http://www.tropicos.org/Project/BC>.
- Jørgensen, P. M. y León-Yáñez, S.** (Eds.) (1999) *Catalogue of the vascular plants of Ecuador*. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden, 75: 1-1181.
- Jørgensen, P. M., Macía, M.J., Fuentes, A., Beck, S.G., Kessler, M., Paniagua, N., Seidel, R., Maldonado, C., Araujo-Murakami, A., Cayola, L., Consiglio, T., Killeen, T. J. et al.** (2005) Lista anotada de las plantas vasculares registradas en la región de Madidi. *Ecología en Bolivia*, 40 (3): 70-169.
- Josse, C., Navarro, G., Comer, P., Evans, R., Faber-Langendoen, D., Fellows, M., Kittel, G., Menard, S., Pyne, M., Reid, M., Schulz, K., Snow, K. & J. Teague.** (2003) *Ecological Systems of Latin America and the Caribbean: A Working Classification of Terrestrial Systems*. NatureServe, Arlington, Virginia. USA.
- Karaman-Castro, V. y Urbatsch, L.E.** (2009) Phylogeny of *Hinterhubera* group and related genera (Hinterhuberinae: Astereae) based on the nrDNA ITS and ETS sequences. *Systematic Botany*, 34: 805-817.
- Kelsey, R. G. y Shafizadeh, F.** (1980) Glandular Trichomes and Sesquiterpene Lactones of *Artemisia nova* (Asteraceae). *Biochemical Systematics and Evolution*, 8: 371-377.
- Kelsey, R. G., Reynolds, G. W., Rodriguez, E.** (1984) The chemistry of biologically active constituents secreted and stored in plant glandular trichomes. Pp: 187-241 en: E. Rodriguez, P. L. Healey, I. Mehta, (eds.) *Biology and chemistry of plant trichomes*. Plenum, New York.
- Killeen, T. J., García E., E. y Beck, S. G.** (2003) Guía de Árboles de Bolivia. Herbario Nacional de Bolivia, Missouri Botanical Garden, La Paz, Bolivia. 958 pp.

- Killeen T. J., Douglas, M., Consiglio, T., Jørgensen, P. M., Mejia, J.** (2008) Dry spots and wet spots in the Andean hotspot. *Journal of Biogeography*, 34: 1357-1373.
- King, R. y Robinson, H.** (1972) Studies in the Eupatorieae (Asteraceae). LXVI. The genus *Pachytamnus*. *Phytologia*, 23 (1): 153-154.
- King, R. M., Kyhos, D. W., Powell, A. M., Raven, P. H. y Robinson, H.** (1976) Chromosome Numbers in Compositae. XIII. Eupatorieae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 63: 862-888.
- King, R. y Robinson, H.** (1980a) Studies in the Eupatorieae (Compositae) CXCVI. A New Genus *Jaramilloa*. *Phytologia* 47 (3): 117-120.
- King, R. y Robinson, H.** (1980b) Studies in the Eupatorieae (Compositae) CCII. A New Genus *Kaunia*. *Phytologia* 47 (3): 257-260.
- King, R. y Robinson H.** (1987) The genera of the Eupatorieae (Asteraceae). Monographs in Systematic Botany of the Missouri Botanical Garden, 581p.
- Kluge, A. G. y Farris, J. S.** (1969) Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Systematic Zoology*, 18: 1-32.
- Kostikova, A., Salamin, N. y Pearman, P.** (2014) The role of climatic tolerances and seed traits in reduced extinction rates of temperate Polygonaceae. *Evolution*, 67: 1856-1870.
- Kozak, K. H. y Wiens, J. J.** (2010). Accelerated rates of climatic-niche evolution underlie rapid species diversification. *Ecology Letters*, 13: 1378-1389.
- Leitch, I. J., Chase, M. W. Chase y Bennett, M. D.** (1998) Phylogenetic Analysis of DNA C-values Provides Evidence for a Small Ancestral Genome Size in Flowering Plants. *Annals of Botany*, 82: 85-94.
- Lersten, N. R. y Curtis, J. D.** (1988) Secretory reservoirs (ducts) of two kinds in giant ragweed (*Ambrosia trifida*; Asteraceae). *American Journal of Botany*, 75: 1313-1323.
- Levin, D. A.** (1973) The Role of Trichomes in Plant Defense. *The Quarterly Review of Biology*, 48: 3-15.
- Liberman Cruz, M. y Pedrotti, F.** (2006) Woody formations in a mesothermic valley of Tarija Province, Bolivia. Pp. 75-86, en: D. Gafta & J. Akeroyd (eds.), *Nature Conservation. Concepts and Practice*. Berlin/Heidelberg: Springer.

- Linares-Palomino, R., Pennington, R. T. y Bridgewater, S.** (2003) The phytogeography of the seasonally dry tropical forests in Equatorial Pacific South America. *Candollea*, 58: 473-499.
- Lomolino, M. V.** (2001) Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecology & Biogeography*, 10: 3-13.
- López, R. P.** (2003) Diversidad florística y endemismo de los valles secos bolivianos. *Ecología en Bolivia*, 38 (1): 27-60.
- Lowrey, T. K., Quinn, C. J., Taylor, R. K., Chan, R., Kimball, R. T. y De Nardi, J.C.** (2001) Molecular and morphological reassessment of relationships within the *Viitadinia* group of Astereae (Asteraceae). *American Journal of Botany*, 88: 1279-1289.
- Luebert, F., Wen, J., y Dillon, M. O.** (2009) Systematic placement and biogeographical relationships of the monotypic genera *Gypothamnium* and *Oxyphyllum* (Asteraceae: Mutisioideae) from the Atacama Desert. *Botanical Journal of Linnean Society*, 159: 32-51.
- Luebert, F. y Weigend, M.** (2014) Phylogenetic insights into Andean plant diversification. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 27: 1-17.
- Mabry, T. J. y Bohlmann, F.** (1977) *Summary of the chemistry of the Compositae*, en: Heywood, Harborne & Turner (eds.), *The Biology and Chemistry of the Compositae*. 2: 1097-1104. London, Academic Press.
- Machac, A., Storch, D. y Wiens, J. J.** (2013). Ecological causes of decelerating diversification in carnivorous mammals. *Evolution*, 67: 2423-2433.
- Maddison, W. y Maddison, D. R.** (2015). Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.04. Disponible en: <http://mesquiteproject.org>
- Maldonado, E. M., Svensson, D., Oredsson, S. M. y Sterner, O.** (2014a) Cytotoxic Sesquiterpene Lactones from *Kaunia lasiophthalma* Griseb. *Scientia Pharmaceutica*, 82: 147-160.
- Maldonado, E. M., Svensson, D., Oredsson, S. M. y Sterner, O.** (2014b) A novel cytotoxic terpenoid from the flowers of *Kaunia lasiophthalma* Griseb. *Phytochemical Letters*, 8:105-108.
- Malizia L., Pacheco, S., Blundo, C. y Brown, A. D.** (2012) Caracterización altitudinal, uso y conservación de las Yungas Subtropicales de Argentina. *Ecosistemas*, 21: 53-73.

- Macphail, M., Carpenter, R. J., Iglesias, A., Wilf, P.** (2013) First evidence of Wollemi pine-type pollen (Dilwynites: Araucariaceae) in South America. *PLoS One*, 8(7): e69281.
- Metcalf, C. R. y L. Chalk.** (1979) *Anatomy of the Dicotyledons*. Clarendon Press. 2^o ed. Oxford. Pp 276.
- McNeill, J., Barrie, F. R., Buck, W. R., Demoulin, V., Greuter, W., Hawksworth, D. L., Herendeen, P. S., Knapp, S., Marhold, K., Prado, J., Prud'homme van Reine, W. F., Smith, G. F., Wiersema, J. H. y Turland, N. J.** (Eds.) (2012) *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Melbourne Code)*. Regnum Vegetabile 154. Koeltz Scientific Books, Königstein, 240 pp.
- Michelangeli, F. A., Guimaraes, P. J. F., Penneys, D. S., Almeda, F., y Kriebel, R.** (2013). Phylogenetic relationships and distribution of New World Melastomeae (Melastomataceae). *Botanical Journal of Linnean Society*, 171: 38-60.
- Milan, P., Hissae Hayashi, A., y Appezzatoda- Gloria, B.** (2006) Comparative leaf morphology and anatomy of three Asteraceae species. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 49: 135-144.
- Mittermeier, R. A., Gil, P. R. y Mittermeier, C. G.** (1997). *Megadiversity: Earth's biologically wealthiest nations*. Mexico: Cementos Mexicanos, Mexico City.
- Montúfar, R. y Pitman, N.** (2003) *Kaunia pachanoi*. The IUCN Red List of Threatened Species
:e.T43460A10800315.<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2003.RLTS.T43460A10800315.en> .
- Moreno, P. I., Villagrán, C., Marquet, P. A. y Marshall, L. G.** (1994). Quaternary paleobiogeography of northern and central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 67: 487-502.
- Muñoz Rodríguez, T.** (2001) *Árboles fuera del bosque en Bolivia*. Proyecto información y análisis para el manejo forestal sostenible: integrando esfuerzos nacionales e internacionales en 13 países tropicales en América Latina (gcp/rla/133/ec). Santiago, Chile.
- N. De Gutierrez, A N., Sigstad, E. E., Catalán, C. A. N, Gutiérrez, A. B. y Herz., W.** (1990) Guaianolides from *Kaunia lasiophthalma*. *Phytochemistry*, 4 (29): 1219-1225.

- Navarro, G. y Maldonado, M.** (2002). *Geografía ecológica de Bolivia: Vegetación y ambientes acuáticos*. Cochabamba: Centro de Ecología Simón I, Patiño, Departamento de Difusión.
- Nixon, K.C.** (2002) Winclada, Version 1.00.08. Published by the author, Ithaca, NY, USA. URL <http://www.cladistics.com>.
- Novara, L. J.** (2009) Tribu Eupatorieae. Flora del Valle de Lerma. (Provincia de Salta, República Argentina). *Aportes Botánicos de Salta - Serie Flora*, 9: 1-124.
- Panero, J. L. y Crozier, B. S.** (2016) Macroevolutionary dynamics in the early diversification of Asteraceae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, in press.
- Pennington, R. T., Lavin, M., Särkinen, T., Lewis G. P. Klitgaard, B. B. y Hughes, C.E.** (2010) Constrasting plant diversification histories within the Andean biodiversity hotspot. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 107: 13783-13787.
- Perret, M., Chautems, A., Onofre de Araujo, A., y Salamin, N.** (2013). Temporal and spatial origin of Gesneriaceae in the NewWorld inferred from plastid DNA sequences. *Botanical Journal of Linnean Society*, 171: 61-79.
- Pimentel, R.A.** (1979) *Morphometrics: the multivariate analysis of biological data*. Kendall Hunt Publishing Co., Dubuque, Iowa.
- Pimentel, R. A. y Riggins, R.** (1987) The nature of cladistic data. *Cladistics*, 3: 201-209.
- Pinto, R. y Luebert, F.** (2009) Datos sobre la flora vascular del desierto costero de Arica y Tarapacá, Chile, y sus relaciones fitogeográficas con el sur de Perú. *Gayana Botanica*, 66: 28-49.
- Plos, A., Sancho, G. y Iharlegui, L.** (2011) Secretory structures of leaves of *Ophryosporus* Meyen (Asteraceae, Eupatorieae), a genus with medicinal properties. *The Journal of the Torrey Botanical Society*, 138: 391-399.
- Prance, G.T.** (1989). American tropical forests. Pp. 99-132, en: D.W. Godall (Ed.) *Ecosystems of the World 14b, Tropical rainforest ecosystems*. Amsterdam: Elsevier.
- Pross, J., Contreras, L., Bijl, P.K., Greenwood, D.R., Bohaty, S.M., Schouten, S., Bendle, J.A., Röhl, U., Tauxe, L., Raine, J.I., Huck, C.E., van de Flierdt, T., et al.** (2012) Persistent near-tropicalwarmth on the Antarctic continent during the early Eocene epoch. *Nature* 488: 73-77.

- Pyron, R. A., Burbrink, F. T. y Wiens, J. J.** (2013). A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC Evolutionary Biology*, 13: 93.
- Quantum GIS Development Team** (2009) Quantum GIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://www.qgis.org/>
- R Core Team** (2015) R: A language and environment for statistical computing, version 3.2.0. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponible en: <https://www.R-project.org>.
- Rae, T. C.** (1998) The logical basis for the use of continuous characters in phylogenetic systematics. *Cladistics*, 14: 221-228
- Ramayya, N.** (1962) Studies on the trichomes of some Compositae I. General structure. *Bulletin of the Botanical Survey of India*, 4 (1-4): 177-188.
- Ramirez-Villegas, J., Cuesta, F., Devenish, C., Peralvo, M., Jarvis, A. y Arnillas, C.A.** (2014) Using species distributions models for designing conservation strategies of Tropical Andean biodiversity under climate change. *Journal for Nature Conservation*, 22: 391-404.
- Rehm, E. M. y Feeley, K. J.** (2015). Freezing temperatures as a limit to forest recruitment above tropical Andean treelines. *Ecology*, 96: 1856-1865.
- Rivera, V. L., Panero, J. L., Schilling E. E., Crozier B. S. y Moraes, M. D.** (2015). Origins and recent radiation of Brazilian Eupatorieae (Asteraceae) in the eastern Cerrado and Atlantic Forest. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 97: 90-100.
- Robinson B. L.** (1918) Records Preliminary to a General Treatment of the Eupatorieae. *Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University*, 100: 14.
- Robinson, B. L.** (1919) A Recension of the Eupatoriums of Perú. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences*, 55: 42-88.
- Robinson, B. L.** (1920a) Further Diagnosis and Notes on Tropical American Eupatorieae. *Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University*, 61: 7. 1920
- Robinson, B. L.** (1920b) The Eupatoriums of Bolivia. *Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University*, 61: 30-80.
- Robinson, H. A., Powell, A. M., Carr, G. D., King, R. M., Weedon, J. F.** (1989) Chromosome numbers in Compositae, XVI: Eupatorieae II. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 76: 1004-1011.

- Robinson, H., Nordenstam, B., Lundin, R. y Jørgensen, P. M.** (1999) Asteraceae, pp 260-314, en: Jørgensen, P. M. y S. León-Yáñez (eds.). *Catalogue of the vascular plants of Ecuador*. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden, 75: 1-1182.
- Robinson, H. y Holmes, W. C.** (2008) Compositae-Eupatorieae 190 (3). Pp 1-347 en G. Harling y L. Andersson (eds.), *Flora of Ecuador. Vol. 83*. Stockholm: Dept. of Systematic Botany, University of Göteborg & Section for Botany, Riksmuseum.
- Robinson, H., Schilling, E. y Panero, J. L.** (2009) Tribu Eupatorieae. Pp.731-744, en: Funk, V. A.; Susanna, A.; Stuessy, T. F y Bayer, R. J. (eds.). *Systematic, Evolution and Biogeography of Compositae*. International Association for Plant Taxonomy, Vienna, Austria.
- Ronquist, F.** (1996) DIVA versión 1.1. Disponible en: ftp.uu.se o ftp.systbot.uu.se.
- Ronquist, F.** (1997) Dispersal-Vicariance analysis: a new approach to the quantification of historical biogeography. *Systematic Biology*, 46: 195-203.
- Roshchina V. V., Mel'nikova, E. V., Mit'kovskaya L. I. y Karnaukhov, V. N.** (1998) Microspectrofluorimetry for the study of intact plant secretory cells. *J. Gen. Biol. (Russia)* 59 (5): 531-554.
- Roshchina V. V. y Melnikova, E. V.** (1999) Allelochemical Interactions. Pp 99-126 en Inderjit, K. M., Dakshini, M. y Foy, C. L. (eds.), *Principles and Practices in Plant Ecology*, CRC Press, Boca Raton, FL.
- Roshchina, V. V.** (2003) Autofluorescence of Plant Secreting Cells as a Biosensor and Bioindicator Reaction. *Journal of Fluorescence*, 13 (5): 403-420.
- Rossi Monteiro, W., de Moraes Castro, M., Mazzoni-Viveiros, S. C., Mahlberg, P. G.** (2001) Development and some histochemical aspects of foliar glandular trichomes of *Stevia rebaudiana* (Bert.) Bert. - Asteraceae. *Brasilian Journal of Botany*, 24: 349-357.
- Rücker, G., Schenkel, E. P., Manns, D., Mayer, R., Hausen, B. M., Heiden, K.** (1997) Allergenic Sesquiterpene Lactones From *Eupatorium cannabinum* L. and *Kaunia rufescens* (Lund ex de Candolle). *Natural Toxins*, 5: 223-227.
- Rücker, G., Heiden, K., Schenkel, E.** (2001) Antitumor-active lactones from *Kaunia rufescens* and *Eupatorium cannabinum*. *Journal of the Indian Institute of Science*, 81: 333-334.
- Rua, G. H.** (1999) *Inflorescencias: bases teóricas para su análisis*. Sociedad Argentina de Botánica. Buenos Aires.

- Rusby, H. H.** (1893) An enumeration of the plants collected in Bolivia by Miguel Bang, with descriptions of new genera and species. *Memoirs of the Torrey Botanical Club*, 3: 1-67.
- Sancho, G. y Katinas, L.** (2002) Are the trichomes in corollas of Mutisieae (Asteraceae) really twin hairs? *Botanical Journal of the Linnean Society*, 140: 427-433.
- Sancho, G. y Karaman-Castro, V.** (2008) A phylogenetic analysis in the subtribe Podocominae (Astereae, Asteraceae) inferred from nrITS and plastid *trnL-F* DNA sequences. *Systematic Botany*, 33: 762-775.
- Sancho, G., de Lange, P. J., Donato, M., Barkla, J. y Wagstaff, S. J.** (2015) Late Cenozoic diversification of the austral genus *Lagenophora* (Astereae, Asteraceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 177: 78-95.
- Sanmartín, I.** (2003) Dispersal vs. Vicariance in the Mediterranean: historical biogeography of the Palearctic Pachydeminae (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Journal of Biogeography*, 30 (12): 1883-1897.
- Schilling, E. E., Panero, J. L. y Cox, P. B.** (1999) Chloroplast DNA restriction site data support a narrowed interpretation of *Eupatorium* (Asteraceae). *Plant Systematic and Evolution*, 219. 209-223.
- Schilling, E. E.** (2011) Hybrid genera in Liatrinae (Asteraceae: Eupatorieae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 59: 158-167.
- Schmidt, G. J. y Schilling, E. E.** (2000) Phylogeny and Biogeography of *Eupatorium* (Asteraceae: Eupatorieae) based on Nuclear ITS sequence data. *American Journal of Botany*, 87: 716-726.
- Schnitzler, J., Graham, C. H., Dormann, C. F., Schiffers, K. y Linder, H. P.** (2012). Climatic niche evolution and species diversification in the Cape flora, South Africa. *Journal of Biogeography*, 39: 2201-2211.
- Schwarzer, C., Huamaní, F. C., Cano, A., de la Torre, M. I. y Weigend, M.** (2010) 400 years for long-distance dispersal and divergence in the Atacama Desert - insights from the Huaynaputina pumice slopes of Moquegua Peru. *Journal of Arid Environments*, 74: 1540-1551.
- Schultz Bipontinus, C. H.** (1865) Première liste des plantes des Andes Boliviennes recueillies et distribuées par M. G. Mandon. Compositae (1). *Bulletin de la Société Botanique de France*, 12: 79-82.

- Seaman, F. C.** (1982) Sesquiterpene lactones as taxonomic characters in the Asteraceae. *Botanical Review*, 48: 121-595.
- Seibert, P.** (1993) La vegetación de la región de los Kallawaya y del altiplano de Ulla-Ulla en los andes bolivianos. *Ecología en Bolivia*, 20: 1-84.
- Sereno, P. C.** (2007) Logical basis for morphological characters in phylogenetics. *Cladistics*, 23: 565-587.
- Simon, P. M., Katinas, L. y Arambarri, A. M.** (2002) Secretory structures in *Tagetes minuta* (Asteraceae, Helenieae). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 37: 181-191.
- Simpson, B. B.** (1983). An historical phytogeography of the high Andean flora. *Revista Chilena de Historia Natural*, 56: 109-122.
- Simpson, B. B.** (1975). Pleistocene changes in the flora of the high tropical Andes. *Paleobiology*, 1: 273-294.
- Small, J.** (1919) *The Origin and Development of the Compositae*. New Phytologist Reprint, No. 11.
- Sokal, R. R.** (1961) Distance as a measure of taxonomic similarity. *Systematic Zoology* 10: 70-79.
- Soltis, D. E. et al.** (2003) Evolution of genome size in the Angiosperms. *American Journal of Botany*, 90: 1596-1603.
- Sperling, F.** (2003) Butterfly molecular systematics: from species definitions to higher level phylogenies, Pp.343-476, en: Boggs, C. L., Watt, W. B. y Ehrlich, P. R. (eds.) *Butterflies. Ecology and evolution taking flight*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Stevens, G. C. y Fox, F. J.** (1991). The causes of treeline. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 22: 177-191.
- Struwe, L., Haag, S., Heiberg, E., y Grant, J. R.** (2009). Andean speciation and vicariance in Neotropical Macrocarpaea (Gentianaceae-Helieae). *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 96: 450-469.
- Sullivan, V. I.** (1975) Pollen and pollination in the genus *Eupatorium* (Compositae).
- Taberlet, P., Gielly, L., Pautou, G. y Bouvet J.** (1991). Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA. *Plant Molecular Biology*, 17: 1105-1109.
- Tetley, U.** (1925) The secretory system of the roots of the Compositae. *New Phytologist*, 24: 138-162.

- Thiers, B.** (constinuosly updated) *Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff*. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Disponible en: <http://sweetgum.nybg.org/ih/>.
- Thuiller, W., Georges, D. y Engler, R.** (2013) biomod2: Ensemble platform for species distribution modelling. R package version 2.1.7. Disponible en: <http://CRAN.Rproject.org/package=biomod2>.
- Turner, B. L., Bacon, J., Urbatsch, L. y Simpson, B.** (1979) Numbers in South American Compositae. *American Journal of Botany*, 66: 173-178.
- IUCN** (2012) IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1., segunda edición, IUCN Species Survival Commission, IUCN.
- IUCN** (2016) Guidelines for using IUCN Red List Categories and Criteria: Version 12 IUCN-SSC, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- Valenzuela Celis, E.** (1993) Compositae Giseke (Asteraceae Dumortier). Pp: 222-242, en: T. J. Killeen, E. García Estigarribia y S. G. Beck (eds.), *Guía Árboles de Bolivia*. Herbario Nacional de Bolivia & Missouri Botanical Garden, Edit. Quipus srl., La Paz.
- Van der Hammen, T.** (1974). The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. *Journal of Biogeography*, 1: 3-26.
- Vasco, A., Moran, R. C. y Rouhan, G.** (2009). Circumscription and phylogeny of the *Elaphoglossum ciliatum* group (*E.* sect. *Lepidoglossa*, Dryopteridaceae) based on cpDNA sequences. *Taxon*, 58: 825-834.
- Vega, A. J. y Dematteis, M.** (2008) *Eupatorium rufescens* y *Vernonia oligactoides* (Asteraceae), nuevas citas para la Flora Argentina. *Bonplandia* 17 (1): 83-89.
- Velasco, J., Martínez-Meyer, E., Flores-Villela, O., García, A., Algar, A.C., Köhler, G. y Daza, J.M.** (2016). Climatic niche attributes and diversification in *Anolis* lizards. *Journal of Biogeography*, 43: 134-144.
- Via do Pico, G. M., Vega, A. J. y Dematteis, M.** (2016) Systematic consideration of floral microcharacters of the South American genus *Chrysolaena* (Vernonieae, Asteraceae). *Systematics and Biodiversity*, 14: 224-243.
- Viera Barreto, J. N. y Sancho, G.** (2014) Typification of names in *Kaunia* (Asteraceae, Eupatorieae Oxylobinae). *Phytotaxa*, 188 (1): 43-48.
- Viera Barreto, J.N.; Fernandes, A.C. y Grossi, M.A.** (2016) *Kaunia*, en Flora do Brasil 2020 en construcción,. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponible

en:<<http://www.floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB138666>>. Acceso en: 26 Octubre de 2016.

- Vuilleumier, F.** (1968) Population structure of the *Asthenes flammulata* superspecies (Aves: Furnariidae). *Breviora*, 297: 1-32.
- Wagstaff, S.J., Breitwieser, I. y Ito, M.** (2011) Evolution and biogeography of *Pleurophyllum* (Astereae, Asteraceae), a small genus of megaherbs endemic to the subantarctic islands. *American Journal of Botany*, 98: 62-75.
- Watanabe, K., King, R. M., Yahara, T., Ito, M., Yokoyama, J., Suzuki, T. y Crawford, D. J.** (1995) Chromosomal Cytology and Evolution in Eupatorieae (Asteraceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 82: 581-592.
- Weberbauer, A.** (1945) *El mundo vegetal de los Andes peruanos. Estudio Fitogeográfico*. Estación Experimental Agrícola de La Molina. Dirección de Agricultura. Lima.
- Weigend, M.** (2002). Observations on the Biogeography of the Amotape-Huancabamba Zone in Northern Peru. *The Botanical Review*, 68: 38-54.
- White, T.J., Bruns, T., Lee, S. & Taylor, J.** (1990). Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. Pp. 315-322, en: M. A. Innis, D. H. Gelfand, J. J. Sninsky y T. J. White (eds.), *PCR Protocols: a Guide to Methods and Applications*. New York: Academic Press.
- Wiens, J. J.** (2001) Character analysis in morphological phylogenetics: problems and solutions. *Systematic Biology*, 50: 689-699.
- Wiens, J., Kozak, K. y Silva, N.** (2013). Diversity and niche evolution along aridity gradients in North American lizards (Phrynosomatidae). *Evolution*, 67: 631-632.
- Werker E. y Fahn, A** (1981) Secretory hairs of *Inula viscosa* (L.) Ait. - Development, ultrastructure, and secretion. *Botanical Gazette*, 142: 461-476.
- Wolfbeis O. S.** (1985). *Molecular Luminescence Spectroscopy. Methods and Applications*, Willey, New York.
- Wulff, A. F. Hunziker, J. H. y Escobar, A.** (1996) Estudios cariológicos en Compositae. VII. *Darwiniana*, 34: 213-231.
- Zavada, M. y de Villiers, S.** (2000) Pollen of the Asteraceae from the Paleocene–Eocene of South Africa. *Grana* 39: 39-45.
- Zavada, M. y Lowrey, T.K.** (2010) Comparative pollen morphology of *Brachylaena*, *Tarchonanthus* and two species of *Tubulifloridites* (Asteraceae) from the Eocene,

Knysna lignite of South Africa. *Review of Palaeobotanic Palynology*, 162: 183-192.

XV. APÉNDICES

1. Material examinado para el análisis estadístico de especies morfológicamente similares

K. arbuscularis. ECUADOR. Argelia, 2300 m, *R. Espinosa* 691 (NY); 6400 ft, *R.M. King & R.M. Garvey* 6905 (NY), 2000 m, *J.E. Madsen & L. Ellemann* 75199 (NY); Las Juntas, *J.N. Rose* 23229 (NY); Loja, 1000-2200 m, *A.S. Hitchcock* 21348 (NY), 2200 m, *Tod F. Stuessy* 5883 (LP); Zaragura, *J.N. Rose et al* 23144 (NY).

K. lasiophthalma. ARGENTINA. Catamarca: Andalgalá, Río del Potrero, 1600 m, *S. Venturi* 4989 (GH); Ambato, Lasa Juntasa, *E. Ulibarri* 608 (CORD); Jujuy: Capital, Los Blancos, *A.L. Cabrera* 15855 (LP); La Rioja: Capital, El Cantadero: Quebrada de la Aguadita, *M. Cerana* 975 (CORD); Salta: Rosario de la Frontera, 900 m, *S. Venturi* 9329 (LP); Guachipas, Pampa Grande, 1600 m, *A. Hunziker* 1802 (LP); Tucumán: Cerro San Javier, *A.L. Cabrera* 13586 (LP); Capital, 450 m, *Lillo* 12912 (GH); Cuesta del Siambón, *Lorentz* 508 (CORD). BOLIVIA. Cochabamba: Cercado, Valle del Cercado de Cochabamba, 2570 m, *R.F. Steinbach* 37 (GH), *E.W.D. & M.M. Holway* 396 (GH); Potosí: Charcas, San Pedro de Buena Vista, 2800 m, *G. Torrico & C. Peca* 169 (LP).

K. longipetiolata. BOLIVIA. Cochabamba: Carrasco, Chua Khocha, 2300 m, *R. Renjel* 14 (NY); Chuquisaca: B.Boeto, 2440 m, *M. Nee & S. Churchill* 52797 (F), 2360 m, *M. Nee* 52778 (F); Villa Taquina, 2900 m, *W.J. Eyerdam* 25224 (F); La Paz: Inquisivi, 3550-3850 m, *J. Müller & J. Heinrichs* 6418 (MO), 3200 m, *M. Lewis* 881065 (NY); Larecaja, Sorata, 2800 m, *G. Beck* 8633 (LPB), 7500 ft, *R.S. Williams* 2408 (NY), Songo, *M. Bang* 867 (NY), *O. Buchtien* 651 (LP). PERÚ. Cuzco: Paucartambo, Pillahuata, 2500 m, *Marin* 1683 (F); Huancabamba, 4200 ft, *C.H.T. Townsend* A174 (F); Cajamarca: Jaén, Sallique de Catala a Piquijaca, 1940-2195 m, *J. Campos & C. Díaz* 5408 (F).

K. rufescens. ARGENTINA. Misiones: Iguazú, Parque Nacional Iguazú, *R. Vanni et al* 2770 (CTES); *R. Vanni et al* 3441 (CTES). BOLIVIA. Santa Cruz: Caballero, 2500 m, *M. Nee & M. Mendoza* 52543 (NY). BRASIL. Bananal, estrada pa Sertao do Rio Vermello, *Brade* 15901 (LP); Novo Horizonte, Lauro Müller, Vargem Grande, 350 m, *Reitz & Klein* 6729 (LP); Lauro Müller, *Reitz & Klein* 8861 (LP); Minas Gerais: Caldas, *Edwall* 16336 (GH); Paraná: Larenjeiras do Sul, *G. Hatschbach* 49550 (NY); Rio

Grande do Sul: Farroupilha, Caldas, *R. Wasum et al* 7972 (LP); Santa Catarina: Gravatal, 500 m, *N. I. Matzenbacher* 28 (F); Sao Paulo: Serra da Mantiqueira entre Itajubá e Guaratinguetá, *A. Castellanos* 23381 (F); Taimberinho, 50 m, *R. Ruiz* c1148 (LP); Serra do Rio Rastro, 700 m, *Reitz & Klein* 18139 (LP); Vila Flores, 800 m, *R. Wasum et al* 8637 (NY). PARAGUAY. Charará region Guairá, *T. Rojas* 6104 (LP). *K. saltensis*. ARGENTINA. Jujuy: Capital, Termas de Reyes, *A. Cabrera* 8143 (LP), *G. Delucchi* 1468 (LP); H.A. *Fabris* 8037 (LP); Santa Bárbara, Cerro Centinela, *H. A. Fabris* 5154 (LP); *A. Cabrera* 17370 (LP); Tumbaya, Volcán, 2100 m, *H. A. Fabris* 6329 (LP); Valle Grande: Río Jordán, 1600 m, *H. A. Fabris et al* 5334 (LP); Salta: Cafayate, Río Colorado, *Krapovickas & C. L. Cristóbal* 20687 (LP); Caldera, *A. L. Cabrera & Schwabe* 218 (LP); Capital, San Lorenzo, *A. Cabrera* 2991 (LP); Rosario de Lerma, Potrero de Linares, *A.L. Cabrera* 13136 (LP). BOLIVIA. Cochabamba: Pojo, 2400 m, *R. M. King and J. C. Solomon* 9652 (LPB); Comarapa, *R. M. King & L. E. Bishop* 7663A (F); Santa Cruz: Valle Grande, Loma Larga, 1966 m, *R. Hurtado* 506 (LPB); Tarija: Eustaquio Méndez, 5 km antes de Padcaya, 1900 m, *R. Ehrich* 45 (LP). *K. uber*. PERÚ. Amazonas: Luya, Valley of Rio Utcubamba Tingo and Ponaya, 1750-1850 m, *J. J. Wurdack* 1787 (GH); Cajamarca: Chota, arriba de Cochabamba, 2300 m, *J. Mostacero et al* 1580 (MO); Celendín, Llanguat, 2500 m, *J. Mostacero et al* 948 (F); Colasay, *F. Woytkowski* 6843 (F), 2700 m, *F. Woytkowski* 6913 (F); Santa Cruz, ENE Montesecco, 1700 m, *J. Santisteban C. & J. Guevara* 159 (NY); Lima: Jesus María, Jardín Botánico de INMETRA, 100 m, *J. Schunke Vigo* 14685 (NY), *T. Plowman* 11001 (F); Cuzco: Calca, *J. D. Boecke & S. Boecke* 3248 (NY); Gravelly river-valley floor (A tree common from here to Casma), 3000 ft, *Macbride & Featherstone* 2549 (F); Cajamarca: Contumazá, Rupe (Chilete-Contumazá), 1500 m, *A. Sagastegui* 9799 (MO); Ancash: Huailas, debajo de Pampa Romás, 2100 m. *A. Weberbauer* 3184 (MOL); Cajamarca: San Ignacio, San José de Lourdes, Santo Tomas, 1950 m, *V. Quipuscoa* 408 (MO).

2. Material examinado para el análisis cladístico.

Ageratina anisochroma (Klatt) R. M. King y H. Rob. COSTA RICA. Cartago. Volcan Irazu: E of the two main craters along trail in páramo to radio antennas, ca. 200-300 meters E of the summit Building and parking area, 3250 m s.m., 07/09/2004, *Pruski, J. et al.* 3837 (LP).

Ageratina aromatica (L.) Spach ESTADOS UNIDOS. Virginia. Farifax: 6 %/16 miles from Farifax Ct. House Bearing 166 D., 21/09/1946, *Deignon, H. G.* 1385 (LP).

Ageratina exsertovenosa (Klatt) R. M. King y H. Rob.

PERÚ. Amazonas. Chachapoyas: Cerros Calla Calla, westside, 45 km. Above Balsas, midway on the road to Leimebamba, 3100 m s.m., 20/06/1964, *Hutchison, P. C.* y *Wright, J. K.* 5773 (GH).

Ageratina pentlandiana (DC.) R. M. King y H. Rob. PERÚ. Cusco. Near Rio Quencomayo, below Colquipata, 3200-3300 m s.m., 01/05/1925, *Pennell, F. W.* 13786 (GH).

Ageratina wrightii (A. Gray) R. M. King y H. Rob. MÉXICO. Durango. Cuchillas de Zarca, 6500 ft., 23/10/1943, *Gentry, H. S.* 6963 (NY).

Jaliscoa pringlei S. Watson MÉXICO. Morelos. Barranca near Cuernavaca, 5000 ft., 10/11/1895, *Pringle, C. G.* 6158 (GH). Jalisco. Near Guadalajara, 1500 m s.m., 20/11/1988, *Pringle, C. G.* 2198 (GH); Barranca of Guadalajara, 4500 ft., 17/10/1903, *Pringle, C. G.* 11544 (GH); Steep mountain sides 2,5-4 miles above (north of) La Cuesta, road to Talpa de Allende, 800-1000 m s.m., 20-21/11/1960, *Mc Vaugh, R.* 21201 (NY); Casimiro Castillo: 3,2 km. South of Puerto los Mazos, 18 km. South of Autlan, on the road to Barro de Navidad, 1000 m s.m., 18/11/1984, *Barrie, F. R.* 1192 (NY); Tonalá: Ladera SW de la Barranca del Río Santiago, camino de la CFE. 3 km abajodelcampamento "La Colimilla", 1320 m s.m., 23/10/1997, *Harker, M. et al.* 2473 (NY). Michoacan. Sierra Madre, 1100 m s.m., 05/11/1898, *Langlassé, E.* 575 (GH). *Jaramilloa hylibates* (B.L. Rob.) R. M. King y H. Rob. COLOMBIA. Santander del Norte y Cesar. Entre Abrego y Las Jurisdicciones (Cerro de Oroque), 3440-3750 m s.m., 22-23/05/1969, *García-Barriga, H.* y *Jaramillo, R. M.* 19884 (GH).

Pachythamnus crassirameus (B.L. Rob.) R. M. King y H. Rob. MÉXICO. Michoacan. Steep dry mountainsides ca. 8 km northwest of Aguililla, road to Aserradero Dos Aguas. 1200 m s.m., 02/03/1965, *McVaugh, R.* 22646 (NY).

Oxylobus adscendens (Sch. Bip. ex Hemsl.) B.L. Rob. y Greenm. GUATEMALA. Huehuetenango. Alpinemeadow, Sierra Cuchumatanes, 10850 ft., 16/07/1934, *Skutch, A. F.* 1269 (GH); Sierra de los Cuchumatanes; at Chemal at Km. 316,8 on Ruta Nacional 9 N, 3310 m s.m., 04/08/1959, *Beaman, J. H.* 3085 (GH); Cerro Chémal, summit of Sierra de los Cuchumatanes, 3700-3800 m s.m., 08/08/1942, *Steyermark, J. A.* 50306 (GH). MÉXICO. Puebla. Ixtaccihuatl, 00/10/1905, *Purpus, C.A.* 1497 (GH). Oaxaca. Llano de las Flores on the Oaxaca-Valle Nacional highway 20 kilometers east

of Ixtlan, 2870 m s.m., 22/07/1960, *Beaman, J. H.* 3696 (GH). Distrito Federal (D.F.). Serranía de Ajusco, 9.500 ft., 27/10/1896, *Pringle, E. C.* 6612 (GH). Hidalgo. Sierra de Pachuca, 10.000 ft., 23/08/1902, *Pringle, E. C.* 9841 (NY).

Oxylobus arbutifolius (Kunth) A. Gray GUATEMALA. Huehuetena. Sierra de los Cuchumatanes; between Kms. 324 and 325 on Ruta Nacional 9 N (between Chemal and San Juan Ixcay), 3140 m s.m., 04/08/1959, *Beaman, J. H.* 3042 (GH). San Marcos. Volcan Tacana; eastside of mtn. At La Haciendita, 3375 m s.m., 11/08/1959, *Beaman, J. H.* 3203 (GH). MÉXICO. Apitza. Mt. Ixtaccihuatl, 12,700 ft., 27/07/1938, *Balls, E. K.* 5135 (GH). Distrito Federal (D.F.). Ajusco (Volcán), 3900 m s.m., 00/12/1928, *Lyonnet, E.* 399 (GH); Near top of Cerro Ajusco, 3830 m s.m., 12/07/1959, *Beaman, J. H.* 2801 (GH). Puebla. Tlahcichuca: gravel road to Miguel Hidalgo and Pico de Orizaba, 10.4 mi SE of Tlahcichuca, 07/06/1983, *Dorr, L. J.* 2675 (GH). Veracruz. Perote: On road from town of Perote to the summit of Cofre de Perote, NW slopes of Cofre de Perote, 1 km. NW of the summit, 7 km (by road) S of El Conejo, 3800 m s.m., 05/07/1986, *Nee, M.* 32983 (GH); Orizaba: 26/07/1901, *Rose, J. N.* 5738 (GH), South side of mtn., north of Cueva del Muerto; above timberline on rock outcrop, 21/09/1957, *Beaman, J.* 1761 (GH); Vaqueria del Jaua, 10.000 ft., - 212 (GH), Upper border of south slope, 13.200 ft, 18/03/1894, *Nelson, E. W.* 286 (GH); On road from town of Perote to the summit of Cofre de Perote, NW of the summit, 7 km. (by road) S of El Conejo, 3800 m s.m., 05/09/1986, *Nee, M.* 32983 (GH).

Oxylobus glandulifer (Sch. Bip. ex Hemsl.) A. Gray COLOMBIA. Santander. Páramo de Mogotocoro, near Vetas, 3700-3800 m s.m., 18/01/1927, *Killip, E. P. y Smith, A. C.* 17602 (GH). GUATEMALA. Huehuetenango. Todos los Santos, 19/06/1896, *Seler, E.* 3104 (GH); Sierra de los Cuchumatanes; between Tojiah and Chemal at Km. 320 on Ruta Nacional 9 N, 3365 m s.m., 29/07/1960, *Beaman, J. H.* 3749 (GH).

Quezaltenango. Volcan Santa Maria; near summit of mtn., 3770 m s.m., 12/08/1960, *Beaman, J. H.* 4115 (GH). Totonicapán. Pine forests in mountains along National route 1 about 4 miles east of Totonicapán, 04/07/1960, *King, R. M.* 3216 (NY); Summits of Sierra de María Tecum between Los Encuentros y Totonicapán, 3200 m s.m., 01/06/1948, *Williams, L. O.* 14279 (GH). MÉXICO. Oaxaca. Sierra de San Felipe, 10.400 ft., 24/08/1894, *Pringle, C. G.* 4833 (GH); 9500-11000 ft., 00/00/1894, *Nelson, E. W.* 1112 (GH); On peak of Cerro Zempoaltepetl in open places, somewhat under pines at 11,000 feet and above, 11.000 ft., 06/08/1963, *Molseed, E. y Hallberg, B.* 306 (NY).

Oxylobus oaxacanus S.F. Blake MÉXICO. Chiapas. San Cristóbal de Las Casas: Santa Cruz en San Filipe, 15/11/1986, *Mendez, T. A.* 9471 (GH); Summit of Cerro Tzontehuitz, on dirt road N of San Cristobal-Tenejapahwy., 3,9 mi. (7,5 km) northeast of San Cristobal periferico; on ridge immediately N of microwavestation; very wet mossy Quercus-Drymis forest, 2900 m s.m., 26/03/1986, *Snow, N.* 214 (GH). Oaxaca. Cerro Zempoaltepetl, easternslope, 2900-3200 m s.m., 25/05/1939, *Schultes, R. E.* 522 (GH).

3. Índice de colectores

Acrónimos de las especies: KC: *Kaunia camataquiensis*, KEn: *Kaunia endyta*, KEu: *Kaunia eucosmoides*, KG: *Kaunia gynoxymorpha*, KH: *Kaunia hosanensis*, KI: *Kaunia ignorata*, KLa: *Kaunia lasiophthalma*, KLo: *Kaunia longipetiolata*, KP: *Kaunia pachanoi*, KR: *Kaunia rufescens*, KS: *Kaunia saltensis*.

Abbiati, D. y L. Claps	812 (KS)
Bailetti, E.	186 (KLa)
Bang, M.	867 (KLo); 1464 (KEn); 1465 (KEn); 2381 (KLo);
Barboza, G. et al.	117 (KLa)
Bastión, E.	1005 (KS)
Beck, G.	856 (KI); 1744 (KG); 8633 (KLo); 12046 (KEN); 23059 (KG); 24469 (KLo); 30434 (KG)
Beck, G. y Liberman, M.	16174 (KS)
Beck, G. et al.	29751 (KEn)
Boeke, J. D. y Jaramillo, J.	2541 (KP)
Boeke, J. D. y Boeke, S.	3248 (KLo)
Brade, A.	15901 (KR)
Brooke, W. M. A.	6705 (KLo)
Brown, A. et al.	1454 (KLa)
Burkart, A.	2985 (KLa); 13269 (KS); 13270(KS); 22038 (KS)
Buchtien, O.	651 (KLo); 7550 (KG); 9065 (KLo)
Cardens	2429 (KLa)
Castellanos, A.	23381 (KR)
Charpin, A. y Novara, L.	Ac 20735 (KS)
Cabrera, A. L.	2991 (KS); 3798 (KLa); 4092 (KLa); 4541 (KLa); 8143 (KS); 9113 (KS); 13582 (KLa); 13586 (KLa); 15724 (KLa); 15855 (KLa)
Cabrera, A. L. y Kiesling, R.	20072 (KS)
Cabrera, A. L. y Marchionni, J. M.	13136 (KS)

Cabrera, A. L. y Schwabe, H.	218 (KS)
Cabrera, A. L. et al.	14681 (KS); 17370 (KS); 18904 (KS); 26072 (KS); 27867 (KLa); 31997 (KS)
Camp, W. H.	E-4732 (KP)
Campos, J. y Díaz, C.	5408 (KLo)
Cerana, M. M.	975 (KLa); 1502 (KLa)
Cerana, M. M. et al.	351 (KLa)
Correa, M. N.	4367 (KS)
Delucchi, G.	1468 (KS)
Dematteis, M. y Seijo, G.	770 (KLa)
Edwall	16336 (KR)
Ehrich, R.	45 (KS)
Espinosa, R.	691 (KLO)
Eyerdam, W. J.	25224 (KLO)
Fabris, H. A.	3556 (KS); 8037 (KS)
Fabris, H. A. et al.	2791 (KS); 5154 (KS); 5334 (KS); 6329 (KS)
Fiebrig, K.	2428 (KLa)
Gallegos S. et al.	169 (KS)
Gautier, E. D.	4472 (KS)
Gentry, A. y Foster, R.	70869 (KEu)
Hatschbach, G. y Cervi, A. C.	49550 (KR)
Hitchcock, A. S.	21348 (KLo); 21615 (KP)
Huamantupa, I. y Calatayud, G.	2191 (KLo)
Hunziker, A. T.	1802 (KLa); 6787 (KLa); 12318 (KS); 12603 (KS)
Hunziker, A. T. y Di Fulvio, T. E.	21127 (KLa)
Hunziker, J. H. y Wilff, A. F.	13067 (KC)
Hurtado, R.	56 (KLa); 506 (KS)
Jaramillo, J.	9853 (KP)
Jimenez, A.	42 (KLa); 47 (KLa)
Job, M. M.	1553 (KS)
Jørgensen, P.	1415 (KLa)
Kiesling, R. et al.	569 (KS)
Killip, E. P. y Smith, A. C.	22179 (KEu)
King, R. M. y Garvey, R. M.	6905 (KLo)
King, R. M. y Solomon, J. C.	9652 (KS)
Krapovickas, A. y Schinini, A.	30606 KS); 30617 (KLa); 38861 (KLa)
Krapovickas, A. y Cristóbal, C. L.	20687 (KS)
Kuntze, O.	s.n. (KLa)
Lahitte, R.	s.n. (KLa)
Lapata, S. R.	37 (KS)
Legname, P. R. y Cuezco, A. R.	7259 (KS); 8067 (KS)
Lewis, M.	37357 (KG); 40446 (KG); 881065 (KLO)
Lewis, M. y Clark, R.	37739 (KG)
Lillo, M.	4368 (KLa); 11967 (KLa); 12912 (KLa)
Luteyn, J. L. y Dorr, L. J.	13598 (KG)

Luteyn, J. L. y Cotton, E.	11095 (KP)
Madsen, J. E. y Ellemann, L.	75199 (KLo)
Mandon, G.	257 (KLo)
Macbride y Featherstone	2549 (KLo)
Marin	1683 (KLo)
Merrill King, L. R. y Bishop, L. E.	7663A (KS)
Matzenbacher, N. I.	28 (KR)
Metcalf, R. D.	30623 (KEn)
Meyer, T.	2972 (KLa); 3509 (KS); 4307 (KLa); 4336 (KLa)
Miranda, T. et al	221 (KG)
Mostacero L., J. et al.	948 (KLo); 1580 (KLo)
Müller, J. y Heinrichs, J.	6418 (KLo)
Müsch, P.	14 (KLa)
Nee, M.	38919 (KS); 49399 (KG); 49436 (KC); 50715 (KS); 52778 (KLo)
Nee, M. y Atha, D.	50035 (KI)
Nee, M. y Bohs, L.	49760 (KG)
Nee, M. y Churchill, S.	52797 (KLo)
Nee, M. y Mendoza, M.	52543 (KR)
Novara, L. J.	11630 (KS)
Novara, L. J. y Brunos, S.	9382 (KS)
O'Donell, C. A.	2842 (KS); 4820 (KLa)
Olgaard, B., Laegard, S. y Illum, T.	57750 (KP)
Okada, K.	2935 (KS)
Paula-Souza, J. et al.	7549 (KS)
Pedersen, T. M.	11835 (KLa); 16117 (KLa); 16129 (KLa)
Pereira, A.	s.n. (KLa)
Peyton, B., Tilney, S.	1144 (KLo)
Plowman, T.	11001 (KLo)
Prieto, F.	189 (KP)
Quipuscoa S., V.	408 (KLo)
Ragonese, A. E.	247 (KLa)
Rambo, B.	1971 (KR)
Reitz y Klein	8861 (KR); 18139 (KR)
Renjel, R.	14 (KLo)
Ritter, N.	1879 (KLa)
Rodrigo, A. P.	2048 (KLa); 3157 (KLa)
Rodriguez	345 (KLa)
Rojas, T.	6104 (KR)
Rose, J. N. et al.	23229 (KLo)
Ruiz, R.	C1148 (KR)
Ruiz Leal	14356 (KLa)
Sagastegui, A.	9799 (KLo)
Sakane, M.	149 (KR)
Santisteban C., J. y Guevara, J.	159 (KLo)
Schreiter	79 (KLa); 4156 (KLa); 5691 (KLa); 8883 (KLa)

Scolnik, R. y Luti, R.	549 (KG)
Serrano, M.	633 (KS); 709 (KS)
Shunke Vigo, J.	14685 (KLo)
Sleumer, H. y Vervoorst, F.	2797 (KS)
Solomon, J. C.	10312 (KS); 10504 (KS); 11070 (KS); 18480 (KG)
Spegazzini, C.	s.n. (KLa); s.n. (KS)
Steinbach, J.	37 (KLa); 114 (KLa); 8618 (KC); 9716 (KLa)
Stuessy, T. F. y Nesom, G.	5883 (KLO)
Tolaba, J.	548 (KLa)
Tolaba, J. et al.	1885 (KLa)
Torrico, G. y Peca, C.	169 (KLa)
Towsend, C. H. T.	A174 (KLo)
Ugent, D. & V.	5140 (KC)
Ulibarri, E. A.	608 (KLa)
Vanni, R.	2770 (KR); 3441 (KR)
Vargas C., I. G.	164 (KS); 881 (KS); 5048 (KG)
Vargas C., I. G. et al.	1734 (KLa)
Venturi, S.	897 (KLa); 2908 (KLa); 2958 (KLa); 3529 (KLa); 3885 (KLa); 4170 (KLa); 4989 (KLa) 8063 (KS); 9329 (KLa); 1228 (KR)
Vieira, M. C. W.	1 (KS); 2 (KS); 3 (KS); 10 (KL); 12 (KS); 13 (KLa); 15 (KLa); 16 (KLa); 17 (KS); 19 (KS); 20 (KLa); 21 (KS)
Viera Barreto, J. N. y Sancho, G.	44 (KC); 49 (KS); 54 (KLa); 58 (KLo); 65 (KR)
Viera Barreto, J. N. et al.	8637 (KR); 7972 (KR)
Wasum, R. et al.	2071 (KLo)
Werdermann, E.	2408 (KLo)
Williams, R. S.	6843 (KLo); 6913 (KLo); 8156 (KLo).
Woytkowski, F.	1787 (KLo)
Wurdack, J. J.	1263 (KLa); 2013 (KEEn)
Zardini, E.	3514 (KS); 3773 (KS)
Zenteno, F. et al.	

4. Índice de nombres científicos

<i>Eupatorium camataquiense</i>	139
<i>Eupatorium grossidentatum</i>	139
<i>Eupatorium endytum</i>	145
<i>Eupatorium eucosmoides</i>	150
<i>Eupatorium eucosmum</i>	192
<i>Eupatorium gynoxioides</i>	154
<i>Eupatorium gynoxymorphum</i>	154
<i>Eupatorium hiemale</i>	166
<i>Eupatorium hosanense</i>	160
<i>Eupatorium ignoratum</i>	162
<i>Eupatorium lasiophthalmum</i>	166
<i>Eupatorium longipetiolatum</i>	174
<i>Eupatorium longipetiolatum</i> var. <i>arbuscularis</i>	174
<i>Eupatorium pachanoi</i>	182
<i>Eupatorium rufescens</i>	186
<i>Eupatorium rufescens</i> var. <i>glabratum</i>	186
<i>Eupatorium saltense</i>	192
<i>Eupatorium sordescens</i> var. <i>bolivianum</i>	145
<i>Eupatorium uber</i>	174
<i>Kaunia arbuscularis</i>	174
<i>Kaunia camataquiensis</i>	139
<i>Kaunia grossidentata</i>	139
<i>Kaunia endyta</i>	145
<i>Kaunia eucosmoides</i>	150
<i>Kaunia gynoxymorpha</i>	154
<i>Kaunia hosanensis</i>	160
<i>Kaunia ignorata</i>	162
<i>Kaunia lasiophthalma</i>	166
<i>Kaunia longipetiolata</i>	174
<i>Kaunia pachanoi</i>	182
<i>Kaunia rufescens</i>	186
<i>Kaunia saltensis</i>	192
	241

